ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80

2

ФЕВРАЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера А. Е. Васильев

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Е. В. Шестакова*

Изготовление оригинал-макета в Компьютерном издательском центре «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел.: (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Н. В. Попова*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г.

Сдано в набор 22.11.94. Подписано к печати 4.04.95. Формат $70 \times 100^1/_{16}$. Гарнитура таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 10.40. Уч.-изд. л. 12.70. Тираж 808. Тип. зак. 608. С 1082

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

УДК 061.62 : 001 : 58

Р. В. Камелин

РОЛЬ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (И ЕГО ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ) В ПОЗНАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

R. V. KAMELIN. THE ROLE OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE OF RAS (AND ITS PREDECESSORS) IN THE DEVELOPMENT OF KNOWLADGE OF BIOLOGICAL DIVERSITY

Статья представляет собой доклад на Юбилейной сессии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, посвященной его 280-летию. Даны обзор истории формирования и оценка современного состояния коллекций БИН как базы работ по биологическому разнообразию. Рассмотрены традиции работ по систематике различных таксонов, созданию «флор» и «определителей», разработке теории вида и видообразования, созданию системы цветковых растений. Приведен краткий обзор работ по разнообразию растительных сообществ, созданию общей теории организации растительного покрова и теории охраны растительного мира. Обсуждены перспективы развития ряда направлений работ, имеющих целью создание общей теории биологического разнообразия.

Термин «биологическое разнообразие» — относительно недавний, хотя такие частные термины (входящие в него), как разнообразие растений и грибов, абсолютно ясны для ботаника. Трактовка его, однако, может быть очень различной. Но если мы вспомним о том, что возник он в связи с попытками биологов найти свое оптимальное место в глобальной стратегии охраны окружающей среды, то вполне логична его более узкая конкретная трактовка. Биологическое разнообразие в этом случае является теорией и практикой познания разнообразия видов (и таксономического разнообразия их), биоценозов (и синтаксономического разнообразия), а также комплексов биоты, заселяющих те или иные территории (биомов и иерархических структур, их объединяющих). Разумеется, это справедливо в отношении видов и растений, и животных, а для биоценозов — во всем их многообразии. Столь же ясно, что основой теории биоразнообразия в этом случае является теория эволюции (включая теорию коэволюции и метаэволюции).

Ботанический институт (БИН) РАН, как и его предшественники — Ботанический сад Петра Великого и Ботанический музей Академии наук, — головное учреждение в области изучения разнообразия растений да, пожалуй, и грибов в России (и бывшем СССР). В наше время в БИН познанием биологического разнообразия занимаются непосредственно 9 отделов, а отчасти и некоторые сотрудники остальных отделов. Разумеется, охватить все сколько-нибудь важные работы, выполненные в этом направлении исследований в БИН за 280 лет его истории, — задача немыслимая для небольшой статьи. Можно лишь кратко охарактеризовать крупные направления исследовательской работы, выделить в них некоторые важнейшие итоги и вспомнить тех или иных крупных деятелей, определивших в какой-либо период развитие отдельных разделов работ.

Если попытаться в самой краткой форме охарактеризовать значение работ БИН РАН, посвященных проблемам биологического разнообразия, то несомненным представляется следующее.

1) БИН РАН (и его предшественники) всегда был главным центром русской ботаники, открывшей миру разнообразие видов на огромной территории Евразии (исключая Южную Азию и Западную Европу) и отчасти запада Северной Америки. Территория эта занимает более 1/6 части суши.

2) БИН уже в начале XIX в. стал центром мирового значения по богатству сосредоточенных в нем коллекций (причем не только по Евразии, но и по другим континентам Земли).

3) Именно уникальные коллекции способствовали становлению в Институте крупных и своеобразных школ систематики растений (как сосудистых, так и мохообразных и низших растений) и грибов. Здесь были выполнены выдающиеся монографо-систематические работы. Наконец, здесь была создана и наиболее обоснованная по сумме фактов современная система цветковых растений.

4) БИН и его предшественники стояли во главе работ по познанию растительности Евразии. Здесь были наиболее полно описаны многие типы растительности умеренных зон Земли, разработаны их классификации. Здесь были созданы основы теории растительного покрова Земли в ее наиболее общих закономерностях и благодаря этому — оригинальная, высокотеоретизированная школа картографии растительного покрова.

5) Здесь были созданы флористические сводки мирового значения, в числе которых монументальная «Флора СССР», «Флора споровых растений СССР» (неоконченная) и серии крупных региональных сводок. На этой основе возникла наиболее развитая теория сравнительного анализа флор, были разработаны многие вопросы истории флоры и растительности Палеарктики.

6) В БИН были разработаны многие важные проблемы охраны растительного мира, включающие в себя теоретические и практические вопросы как охраны экосистем в целом, так и индивидуальной охраны растений. Здесь сложились и основные представления об общей теории рационального использования и охраны растительного мира.

7) Наконец, в БИН преимущественно за последние 50 лет были накоплены уникальные палеоботанические коллекции и создан центр палеоботанических исследований мирового значения.

Остановимся более подробно на некоторых из этих тезисов.

Коллекции БИН начали формироваться с 1717 г. в составе Кунсткамеры Петра I. Выдающуюся роль в их формировании на ранних этапах сыграли: в Ботаническом музее Академии наук — К. Б. Триниус, а в Ботаническом саду — Ф. Б. Фишер, а затем К. А. Мейер, Ф. И. Рупрехт, Р. Э. Траутфеттер, Э. Л. Регель. Заботами этих ботаников в составе коллекций БИН не только сохранилась часть сборов академических экспедиций, но и появились сборы специальных ботанических экспедиций, работавших и в пределах России, и в Центральной и Восточной Азии, и в Южной Америке. Не менее важно и то, что при них шла интенсивная закупка гербария: так появились собрания не только графа А. К. Разумовского, но и профессоров А. Шрадера и К. Мертенса, составившие основу Общего гербария сосудистых растений (а Мертенса — основу будущих Альгологического и Лихенологического собраний). С ростом коллекций росли известность и мировое значение собраний Ботанического музея и Ботанического сада. Вплоть до 20-х годов нашего столетия целенаправленный обмен с другими гербариями и все новые и новые закупки коллекций обеспечивали нашему гербарию получение практически исчерпывающих материалов по флоре мира. К тому же благодаря трудам К. И. Максимовича, С. И. Коржинского, Д. И. Литвинова, а затем и В. П. Савича в Ботаническом музее, В. И. Липского, Б. А. Федченко,

В. Л. Комарова, А. А. Еленкина в Ботаническом саду гербарные коллекции интенсивно росли как за счет сборов сотрудников Сада, так и за счет сборов наших великих путешественников в Азии и геоботаников экспедиций Переселенческого управления. После революции и гражданской войны в связи с широко развернувшимися геоботаническими, по сути дела кадастровыми работами были получены богатейшие материалы, которые позволили вести целенаправленный обмен. Уже при слиянии Сада и Музея гербарий БИН превысил 4 000 000 листов (и вошел в число крупнейших в мире). Дальнейший рост гербария, однако, замедлился, хотя и после войны сборы из различных регионов СССР, Монголии и отчасти из Китая сильно пополнили фонды. Но число типовых экземпляров по флоре мира (особенно с 50-х годов) росло уже недопустимо медленно для столь крупного гербарного собрания. Судьба же живых коллекций Сада была еще более печальной (после войны они формировались заново). Современные коллекции БИН состоят из гербария сосудистых растений, в котором сохраняется более 6 000 000 листов, в том числе от 85 до 100 000 типовых образцов, Бриологического собрания — более 300 000 образцов (и более 450 типовых образцов), Лихенологического собрания — более 250 000 образцов, Альгологического собрания — по-видимому, до 150 000 образцов, а также Микологического собрания — по-видимому, до 300 000 образцов (и около 7000 типов). Кроме того, в коллекциях Музея насчитывается более 40 000 образцов в Карпологическом собрании, более 17 000 — в Дендрологической коллекции, 16 000 — в Экономико-ботаническом собрании. Палеоботанические коллекции БИН в целом, видимо, следует оценить в 200 000 образцов. Наконец, в палинотеке БИН насчитывается примерно 20 000 образцов пыльцы. Живые коллекции БИН составляют в общей сложности около 11 500—12 000 видов, разновидностей и форм растений. Коллекции БИН позволяют вести (по сосудистым растениям, кроме папоротников) монографические работы по большинству таксонов мировой флоры практически в мировом масштабе (хуже всего представлены Центральная Африка и Австралия с Океанией). В мировом масштабе можно работать также и по морским макрофитным водорослям, диатомовым, по ряду групп пресноводных водорослей, по многим группам лишайников и грибов.

Менее представительны в собраниях БИН мхи и печеночники, хотя и эти коллекции — крупнейшие в бывшем СССР. Следует иметь в виду, что по ряду групп низших растений и по мохообразным значительную (и не освоенную нашими монографами) добавку к нашим материалам составляют собрания в других учреждениях Санкт-Петербурга, прежде всего в Санкт-Петербургском государственном университете.

Коллекции БИН, однако, требуют значительного объема черновой работы по их разбору, каталогизации, выделению типов. Только неразобранные на данный момент коллекции Общего сектора Гербария БИН составляют около 360 000 листов, в том числе из ценнейших собраний XIX в. (часть фондов Военно-медицинской академии, старейший из гербариев — гербарий Санкт-Петербургского университета и т. д.).

Наличие подобных коллекций, разумеется, давно стимулировало в Саду и Музее систематико-монографические исследования. Они проводились как сотрудниками этих учреждений, так и рядом российских ботаников, работавших постоянно в других учреждениях, но вполне использовавших и наши собрания. Имена К. Триниуса, А. А. Бунге, К. И. Максимовича, Э. Л. Регеля, прославивших ботаническую науку России в XIX в., вдохновляли и монографов нашего века — Н. А. Буша, В. Л. Комарова, И. М. Крашенинникова, Р. Ю. Рожевица, М. М. Ильина, Б. К. Шишкина, С. А. Невского, С. В. Юзепчука, А. И. Пояркову, Ан. А. Федорова, В. П. Бочанцева и др. От самых первых монографов-систематиков, работавших здесь, идут традиции монографических работ по целому ряду крупных семейств мировой флоры,

практически не прерывавшиеся до наших дней. Посмотрите, какими именами славна петербургская агростологическая школа: К. Триниус, Ф. И. Рупрехт, Д. И. Литвинов, Р. Ю. Рожевиц, С. А. Невский, Н. Н. Цвелев. Традиции изучения маревых освящены именами П. С. Палласа, К. А. Мейера, А. А. Бунге, Д. И. Литвинова, М. М. Ильина, В. П. Бочанцева. Важный вклад в познание розоцветных (и многих сложнейших их родов) внесли Ф. Б. Фишер, К. А. Мейер, К. И. Максимович, Э. Л. Регель, С. И. Коржинский, С. В. Юзепчук, А. И. Пояркова, Ал. А. и Ан. А. Федоровы и еще ряд петербургских ботаников. Систематика многих родов бобовых (в том числе крупнейшего рода растений мира *Astragalus*) была предметом исследований более десяти наших ботаников — от П. С. Палласа, К. А. Мейера, А. А. Бунге до Н. Ф. Гончарова, А. Г. Борисовой, И. Т. Васильченко и др. До двух десятков петербургских ботаников работали над систематикой триб крупнейшего семейства сложноцветных (и таких его сложнейших родов, как *Cousinia, Senecio, Artemisia*). Подобные же традиции практически непрерывной работы существуют у нас по семействам осоковых, крестоцветных, гречишных, губоцветных, бурачниковых, березовых (от Р. Э. Траутфеттера до В. Н. Васильева и С. К. Черепанова), лютиковых и др. В начале многих подобных традиций стоят два замечательных ботаника — трудолюбивейший (при всей занятости административными обязанностями) К. А. Мейер и один из самых разносторонних ботаников своего времени Ф. И. Рупрехт — замечательный систематик и флорист, один из праотцов геоботаники, альголог и лихенолог, интродуктор и историк ботаники, столь много сделавший и хотя бы положивший начало многим исследованиям. Именно от Рупрехта начинается подлинная история Альгологического и Лихенологического собраний БИН, хотя организационное выделение особых собраний споровых растений в Саду — заслуга А. А. Еленкина. Традиции монографических работ, правда, наиболее сильны у микологов, и это несмотря на то, что у начала серьезных микологических исследований в Институте стоит один из отцов русской фитопатологии М. С. Воронин, славный отнюдь не систематическими работами. Но широкая известность имен В. А. Траншеля, Н. А. Наумова, Н. Н. Воронихина, В. Ф. Купревича, Б. П. Каракулина, А. С. Бондарцева свидетельствует о том, что и монографо-систематические исследования по разным группам грибов имеют у нас замечательную традицию, а значит, не случайно и яркое развитие монографо-систематических работ микологов в современном БИН РАН. Преемственно развиваются в БИН исследования по таким группам, как пероноспоровые, головневые, афиллофоровые, несовершенные грибы. К сожалению, прервалась традиция исследований по ржавчинным грибам. Славными именами характеризовался и ранний период исследований водорослей. Русская морская альгология начинается с пионерских исследований Ф. И. Рупрехта (и его системы красных водорослей) и (через работы Е. С. Зиновой) непосредственно продолжается в наши дни (К. Л. Виноградовой, Л. П. Перестенко, Ю. Е. Петровым). Традиции пресноводной и почвенной альгологии были сохранены и продолжены, кроме Н. Н. Воронихина, такими замечательными систематиками, как А. А. Еленкин (синезеленые) и М. М. Голлербах (харовые). Продолжаются и традиции замечательной школы диатомологов А. И. Прошкиной-Лавренко. В истоках традиций лихенологических и бриологических исследований опять-таки стоит А. А. Еленкин, но именно как монографы-систематики их заложили В. П. Савич, Л. И. Савич-Любицкая и К. И. Ладыженская.

Подобные давние традиции монографо-систематических исследований не могли не воплотиться в традициях составления крупных флористических сводок. Отцами русской флористики были И. Г. Гмелин и П. С. Паллас. Еще долиннеевское сочинение Гмелина «Flora sibirica» (1747—1759), содержащее описания 1178 видов (включая 500 новых), открыло миру совершенно новую

флористическую область. Сам К. Линней написал, что Гмелин один открыл столько растений, сколько все его современники вместе взятые. Немало таксонов описал и П. С. Паллас, который начал было создавать и общую «Флору русскую» (вышел один ее том, фактически — «Русская дендрология»). Но первая вполне законченная «флора» России была создана в Дерпте. К. Ф. Ледебур вместе со своими учениками К. А. Мейером и А. А. Бунге, а также К. Триниусом и Р. Э. Траутфеттером сначала подготовили за 4 года «Флору алтайскую» (1829—1833), а затем с привлечением еще большего числа зарубежных монографов за 11 лет (1842—1853) — «Флору российскую», охватившую также и Русскую Америку, но не включавшую в себя Среднюю Азию и Дальний Восток. Для создания новой и значительно более полной сводки понадобилось еще 100 лет. При этом было вполне завершено создание крупных региональных сводок: «Флоры Средней и Южной России» И. Ф. Шмальгаузена и «Флоры Европейской России» Б. А. Федченко и А. Ф. Флерова, трех «флор» Прибалтики, «Флоры Востока Европейской России» С. И. Коржинского, «Флоры Алтая и Томской губернии» и «Флоры Западной Сибири» П. И. Крылова, «Даурской флоры» Н. С. Турчанинова, «флор» Сахалина (Ф. Б. Шмидта), Камчатки (В. Л. Комарова), Маньчжурии и Дальнего Востока (В. Л. Комарова), трех кавказских «флор» (В. И. Липского, Н. И. Кузнецова с учениками и А. А. Гроссгейма) и, наконец, «Конспекта флоры Туркестана» О. А. и Б. А. Федченко. Кроме того, были снова начаты, как в случае с «Flora rossica», более частные издания, где отрабатывались концепции и принципы подхода к большой «Флоре СССР» и готовились кадры, это «Флора Юго-Востока европейской части СССР» и «Флора Забайкалья», обе — детища Б. А. Федченко, но заканчивавшиеся или продолжавшиеся со все более возрастающей ролью Б. К. Шишкина. Именно так под руководством В. Л. Комарова, а затем Б. К. Шишкина и была создана монументальная «Флора СССР» (1934—1965) — уникальное для своего времени флористическое сочинение, вполне оцененное мировой ботаникой. И в подготовке региональных сводок роль ботаников, работавших в БИН (в Саду и Музее), была очень велика, а выход в свет изданий «Флора СССР», а также «Флора споровых растений СССР», «Определитель лишайников СССР», «Листостебельные мхи СССР» — это в основном заслуга коллектива БИН, или расширенного коллектива БИН, работавшего по единой идее и едиными методами. И когда в 1969 г. я писал о новом издании «Флоры СССР», вновь возникла идея региональных сводок, которые могли бы стать для этого издания базовыми. Одна из них — среднеазиатская — была начата в то время (и в прошлом году, наконец, завершена под руководством сотрудников БИН — первой в ряду новых региональных флор!). Другая была начата под руководством Ан. А. Федорова, а продолжена Н. Н. Цвелевым, это «Флора европейской части СССР» (или «Восточной Европы»). Третья также готовится в БИН, это «Критический конспект флоры Кавказа» (ею руководят А. Л. Тахтаджян и Ю. Л. Меницкий). Еще две — «Флора Сибири» и «Сосудистые растения Дальнего Востока» — выполняются в основном местными ботаниками. Наличие практически полной «Арктической флоры СССР» (завершенной также в БИН под руководством Б. А. Юрцева) позволяет считать, что базовые сводки для нового издания (которое теперь будет называться скорее всего «Флора Северо-Восточной Евразии») в основном уже существуют, и в процессе их подготовки выросло немало способных систематиков и флористов, в том числе и в БИН.

Но «флоры» подобного масштаба — это не только и не столько описания растений (хотя это наиболее трудоемкая часть работы), это концепции, и прежде всего концепция вида. Именно в этом наиболее ярко проявилась ведущая роль БИН в истории российской ботаники. Особенности нашей страны — обширность территории, преимущественно зональная, упорядоченность

факторов природной среды, относительные бедность и однородность флоры на обширных пространствах зон при резко увеличенном богатстве флор южных горных стран — во многом определили особенности развития теории систематики в России. Систематики и флористы здесь, как правило, были и полевыми исследователями, работавшими в очень контрастных регионах. Они ощущали в первую очередь расовую реальность вида, а не его типологическую сущность. Реальность эта ощущалась ими не только в пространстве, но и во времени (что четко постулировано еще С. И. Коржинским в 1892 г., а затем и В. Л. Комаровым). Наши систематики и флористы могли наблюдать в совершенно разных зонах различные проявления викаризма близкородственных видов и самые различные по размаху типы изменчивости видов (в их природных популяциях). Поэтому-то в нашей систематике ранее всего (пожалуй, начиная с исследований Ф. И. Рупрехта) стала развиваться концепция вида как географически-определенной расы (которую мы называем комаровской концепцией, но наиболее четко она была сформулирована еще С. И. Коржинским). Основной метод систематики растений — географо-морфологический — был создан ботаниками двух европейских империй — Австро-Венгерской и Российской, но именно у нас он был наиболее полно отработан (на материалах, составляющих до 10% видового состава мировой флоры). Географизм процессов видообразования ярко воплотился как в работах В. Л. Комарова (например, во «Флоре Камчатки»), так и во «Флоре СССР» (в обработках В. И. Кречетовича, А. И. Поярковой, Б. К. Шишкина, на самых различных объектах, пожалуй, наиболее наглядно). Уже С. И. Коржинский выделял в реальных расах два типа таксонов — виды и подвиды. В. Л. Комаров, обогащая представления о расе, подчеркнул наличие у нее общей «племенной жизни», т. е. генетического единства, и это позволяло в ряде случаев считать реальным видом (расой) также изолированные гомогенные популяции небольшого объема. Но в трудах систематиков БИН очень рано были вполне охарактеризованы и иные типы видо- и расообразования. Еще в 1925 г. С. В. Юзепчук обнаружил периферический гибридогенез близкородственных рас, и вместе с представлениями М. Г. Попова о разновозрастном гибридогенном образовании видов это стало основой для идей Е. Г. Боброва о наличии на исторически молодых территориях зон интрогрессивной гибридизации самых разных таксонов. В 1933—1936 гг. С. В. Юзепчук на примере видов *Cousinia* показал наличие «грегарных комплексов» рас, которые не являются вполне агамными. В дальнейшем в обработках сложнейших групп растений «Флоры СССР», характеризовавшихся различными типами грегаризма в связи с различной степенью перехода к агамным способам размножения (облигатных и факультативных апомиктов) преимущественно в результате прошлых гибридизационных процессов, Юзепчук еще более полно продемонстрировал различия типов рас у цветковых растений (к сожалению, эти представления не были им в полной мере изложены даже в превосходной работе 1958 г. о комаровской концепции вида).

Многообразие типов расообразования было показано и в ряде блестящих работ систематиков низших растений и грибов, крупные флористические сводки по которым начали создаваться несколько позднее. А. А. Еленкин показал наличие у синезеленых сложных клоновых систем «физиологических» рас. Н. Н. Воронихин на видах *Closterium* из десмидиевых, обитающих в одном водоеме, показал, что комплексы элементарных (экологических, как бы мы сказали) рас, морфологически обособленных, могут быть связанными в единых системах более высокого ранга интрогрессивными процессами (рядами трансгрессии), аналогичными тем процессам, которые, как оказалось впоследствии, широко развиты у рыб, обитающих в замкнутых озерных системах с большим контрастом условий обитания в них. Много нового открыли и микологи, работавшие с паразитическими грибами. В связи с этим нельзя не вспомнить

замечательную коллективную сводку «Проблема вида у растений» (1958), в которой крупнейшие систематики и флористы БИН (или связанные с БИН) попытались показать своеобразие проявления процессов видообразования в разных группах растений и грибов.

Общий для мировой флористики послевоенных лет переход к политипической концепции вида, к представлениям о виде как сложной системе популяций и внутривидовых таксонов, в том числе экологических и географических рас, вызвал соответствующую реакцию и в нашей флористике. Эта концепция была провозглашена основой для одной из важнейших базовых «флор» 60-х годов — «Флоры европейской части СССР». Но последовательное ее проведение в данной «флоре» оказалось невозможным как потому, что традиции «Флоры СССР» и комаровской концепции вида продолжали существовать и в поколении ботаников, начавшем эту новую «флору», так и потому, что объективные, существующие в реальной природе явления во всем их многообразии более точно могли быть описаны именно в рамках монотипической (комаровской) концепции.

Нельзя не сказать также и о том, что во «флорах» новой генерации практически нет развития еще одной из плодотворнейших идей В. Л. Комарова — идеи о рядах (сериях) генетически родственных видов как реальной основе классификации надвидовых таксонов. Истоки этой идеи можно проследить еще в трудах К. И. Максимовича, но наиболее последовательно она была воплощена во «Флоре СССР». Однако это воплощение не было полным. В. Л. Комаров справедливо полагал, что идея построения рядов рас, отражающих последовательные этапы видообразования, может совершенно изменить подход к созданию систем различных групп растений вплоть до системы растительного царства в целом, которая должна строиться «снизу вверх», а не «сверху вниз» (и, значит, на отрицании различий макро- и микроэволюционных процессов).

Действительно, для В. Л. Комарова этого различия принципиально не было; об этом свидетельствуют как его теоретические работы последних лет, так и его собственные обработки разных таксонов. К подобным же представлениям, хотя и с иных позиций, очень рано пришел и другой наш великий систематик — М. Г. Попов. Именно эти представления В. Л. Комарова в какой-то мере повлияли на то, что в Ботаническом саду (и Институте) долгое время почти не было работ по созданию оригинальной системы цветковых растений (и растительного царства в целом). При этом автор одной из наиболее оригинальных отечественных систем цветковых растений Н. И. Кузнецов в последние годы жизни работал именно в Ботаническом саду (полный последний вариант его системы и основной учебник были опубликованы в это время). Некоторое оживление подобных работ было связано с последним этапом деятельности А. А. Гроссгейма (в БИН и Университете), когда им и была собственно отработана оригинальная система цветковых растений. Именно тогда и М. М. Ильин пытался организовать в БИН коллективные работы по созданию новой системы, развивая ряд вполне оригинальных идей о первичности травянистых типов цветковых, о ксероморфных (эремофитных) рядах развития цветковых. Но настоящие работы по разработке системы цветковых растений в БИН всецело связаны с именем выдающегося нашего современника А. Л. Тахтаджяна. Его система цветковых растений, совершенствуемая им уже полвека, стала не только одной из наиболее известных в мире (в настоящее время и наиболее разработанная, ибо она фактически доведена до родов), но и системой, основания которой — и эволюционно-морфологические, и палеоботанические, и ботанико-географические — обсуждены в целой библиотеке оригинальных сводок на основных языках мира. Более того, организованная в БИН Тахтаджяном работа по созданию крупных коллективных сводок по сравнительной морфологии, анатомии и эмбриологии, цитологии растений, а также палео-

ботанике, издание «Жизни растений» оперативно отражались Тахтаджяном в новых вариантах его системы. Выросшие же в процессе этих работ коллективы — одно из наиболее ценных достояний БИН.

Ботанический институт исключительно много сделал и для познания разнообразия растительных сообществ, прежде всего Палеарктики, для становления и развития геоботаники как науки. Трудами многочисленного коллектива геоботаников и флористов (часто сочетавших свои полевые работы с собственно геоботаническими), начиная с прикладных экспедиций К. И. Максимовича, С. И. Коржинского, В. Л. Комарова в районы нового заселения, работ Переселенческого управления, руководимых А. Ф. Флеровым и Б. А. Федченко, в которых участвовали классики отечественной геоботаники, такие как В. Н. Сукачев, Н. И. Кузнецов, Б. Н. Городков, И. М. Крашенинников, впервые была описана растительность огромных территорий Средней Азии и Казахстана, Сибири и Дальнего Востока. Послереволюционные поколения геоботаников совершенствовались также на прикладных исследованиях. Постоянная необходимость землеустроительных и кадастровых работ, инвентаризация кормовых угодий, оценка отчуждаемых хозяйством территорий с конца 20-х годов, восстановление после Великой Отечественной войны разрушенного сельского хозяйства и проведение инвентаризации новых территорий (Карпаты, Молдавия, Прибалтика), работы по планам преобразования природы, по освоению целины — все это требовало геоботанических исследований, которые проводились и коллективом БИН. Именно при проведении этих работ выросла слава геоботаников БИН, а сам БИН притягивал к себе для длительных камеральных обработок большинство геоботаников страны. Два направления полевых исследований были особенно развиты в БИН — изучение Арктики (Б. Н. Городков, Б. А. Тихомиров, В. Д. Александрова и многие другие), а также аридных территорий юга — степей и пустынь не только СССР, но и Монголии и Китая (Е. М. Лавренко, А. А. Юнатов, Л. Е. Родин, А. В. Прозоровский, П. Н. Овчинников, а в наше время З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская). Именно в этих направлениях БИН задавал верный тон. Славны также имена и многих выдающихся луговедов, болотоведов и лесоведов, работавших в БИН, это А. П. Шенников, А. П. Ильинский, С. Я. Соколов, В. Б. Сочава, Ю. Д. Цинзерлинг, А. А. Корчагин. Длительный период жизни был связан с БИН и В. Н. Сукачев, именно здесь создавший основы биогеоценологии — метанауки экологического цикла.

Особенностью работ геоботаников БИН всегда была их основательная теоретическая база. Именно в БИН были созданы основы общей теории организации растительного покрова Земли. Зональность растительного и почвенного покрова — это во многом учение русское (и у истоков его стоял Ф. И. Рупрехт), но зональность далеко не повсеместно выражена столь ярко, как в Северной Евразии. Вторую составляющую глобальной организации растительного покрова в начале 20-х годов впервые осознали В. Л. Комаров и П. Н. Крылов. Тезисы доклада В. Л. Комарова «О меридиональной зональности организмов» стали первой публикацией в этом направлении. Однако в полной мере эта составляющая была вскрыта в трудах В. Б. Сочавы и Е. М. Лавренко, и особенно коллективов их учеников. Третья закономерность организации растительного покрова — высотная поясность, по-видимому, была описана геоботаниками БИН в наименьшей степени (можно вспомнить лишь важные работы В. Б. Сочавы, Е. В. Шифферс и яркий показ сочетания зональных и высотно-поясных закономерностей А. А. Юнатовым в Монголии), но синтез всех закономерностей, безусловно, является заслугой школы геоботаников БИН. Именно это и стало основой блестящих успехов русской (советской) картографии. Но столь же ясно, что одной из составляющих этих успехов были глубокие стационарные и экспериментальные, в основе своей комплексные работы на трансзональных и зональных профилях, всегда

отличавшие нашу геоботанику. Именно эти работы позволили значительно более тонко охарактеризовать структуру зональных явлений, а также закономерности продукционных процессов в разных зонах и типах растительности. Многие крупнейшие геоботаники — А. П. Шенников, А. П. Ильинский, Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава, Н. А. Буш — выполнили основополагающие исследования этого направления путем проведения стационарных и экспериментальных работ, в организации которых огромную роль сыграли Б. А. Тихомиров и Л. Е. Родин. Первый в мире синтез закономерностей продукционного процесса в разных типах растительности и зонах также связан с именем Родина. Базируясь на исследованиях предшественников, Сочава создал общую теорию геосистем.

Разумеется, итоги всех этих работ отразились и на развитии принципов классификации растительности. Еще в сводке «Растительность СССР» А. П. Шенниковым, Б. Н. Городковым, Е. М. Лавренко, А. В. Прозоровским были заложены основы отечественной классификации тундр, лугов, степей и пустынь. Классификации последующих лет (по Арктике — в работах В. Д. Александровой, по пустыням — в работах Л. Е. Родина) еще более крепили славу БИН. В БИН были созданы такие замечательные сводки, как «Растительность Земного шара» А. П. Ильинского, многотомное руководство «Полевая геоботаника» — детище Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина, «Классификация растительности» В. Д. Александровой.

Трудный современный период развития начался в геоботанике в БИН значительно раньше, чем в других науках. Здесь сказались невостребованность коллектива геоботаников для новых прикладных работ, медленная, крайне субъективно выраженная смена «парадигм» фитоценологии как направления, уже далеко отошедшего от классической геоботаники, а также рост параллельных центров на периферии. Многие глубокие разработки по теории фитоценозов, начатые В. Д. Александровой, а затем В. И. Василевичем, не находили достаточного понимания в среде геоботаников БИН. А между тем именно работы, подобные работам Василевича, по роли случайности в процессах создания многообразия фитоценозов, по причинам, определяющим видовое разнообразие в сообществах, роль доминантов в них, могли бы стать не столько основой классификации сообществ, сколько базой для мониторинга разнообразия растительных сообществ и разнообразия видов в сообществах и синтаксонов. Именно общей теории биологического разнообразия на фитоценотическом уровне и не хватает сейчас. Другой важнейшей стороной подъема теории геоботаники могли бы стать работы по истории растительного покрова, столь традиционные для отечественной геоботаники и флористики в БИН. С именами С. И. Коржинского, И. М. Крашенинникова, В. Л. Комарова, Д. И. Литвинова, М. М. Ильина, Е. М. Лавренко, а затем и Ан. А. Федорова, В. Н. Васильева связаны многие важнейшие достижения в теории истории флор. Это представления о распределении центров консервации третичных элементов разного возраста и экологии в Палеарктике, о «плейстоценовом комплексе флор урало-сибирского типа» и его роли в Северной Евразии, о продолжительных во времени связях преобразования растительного покрова с периодами развития систем ландшафтов, гипотезы о связях литоральных и пустынных флор, проблемы соотношения автохтонных и миграционных процессов во флорогенезисе. Но это также и блестяще развивавшиеся в 40—50-х годах в БИН работы по филоценогенезу (в том числе замечательные работы В. Б. Сочавы по филоценогенезу маньчжурского смешанного леса, продолженные разработками В. Н. Васильева по филоценогенезу иных типов лесной растительности). Нельзя сказать, что все эти направления работ иссякли в коллективе БИН. Более того, достаточно давно работы, основанные на базе анализа современных флоры и растительности, постепенно все более насыщались палеоботаническими данными. Отдел палеоботаники БИН, славный традициями

А. Н. Криштофовича и И. В. Палибина, под руководством А. Л. Тахтаджяна значительно расширился. Прекрасные работы по третичным флорам СССР, выполненные П. И. Дорофеевым, были сразу же использованы историками современных флор; постепенно осваивались и работы по переходным флорам от палеогена к неогену, где появляются типы современных флор. Огромное значение имело появление первых томов сводки «Ископаемые цветковые растения флоры СССР». Но все же число ботаников, занимающихся историей растительного покрова, сильно уменьшилось. А между тем многие детали происхождения различных флор на территории бывшего СССР и различных типов растительности видятся теперь по-иному. Именно эти исторические представления флористов и палеоботаников могут стать основой как для работ по темпам изменений биологического разнообразия на наших территориях, так и для теории биоразнообразия.

В основу теории биоразнообразия могут быть положены и значительные достижения сравнительной флористики, истоки которых связаны с именем А. И. Толмачева. Современный этап развития этой дисциплины (трудами Б. А. Юрцева и, надеюсь, и моими) — это этап создания принципиально новой теории флористики. Само представление о флорах (как автономных частях биоты) как системах более высокого уровня организации живого, на котором к эволюционным факторам саморазвития живого подключаются географические процессы в пространстве и во времени, упорядочивающие эволюцию, исключительно важно для общей теории биоразнообразия. На современном этапе сравнительная флористика обогащается демо-популяционными и более тонкими эколого-фитоценотическими оценками состава флор. Более высок сейчас и уровень анализа традиционных признаков, по которым различаются флоры. Накоплено много серийных материалов, позволяющих по-иному оценить степень изменчивости признаков флор на пространствах разной величины и разной емкости. В этой области флористики мы значительно опережаем и в теории, и в методике зарубежных флористов (и представителей ряда других смежных наук).

Наконец, именно в БИН были созданы основы для общей теории охраны растительного покрова, которые также могут органично войти в общую теорию биоразнообразия. Во-первых, именно в БИН трудами ресурсоведов, и особенно Ал. А. Федорова, были созданы теория рационального использования растительных ресурсов и основы методики исследования их запасов. Во-вторых, крупнейшие геоботаники БИН (в довоенный период А. П. Ильинский, а затем Е. М. Лавренко) совместно с биологами других специальностей определили стратегию создания сети заповедных и охраняемых территорий в СССР. В БИН были заложены и основы кадастрового описания объектов растительного мира, подлежащих охране (например, в работах М. С. Боч по болотам). В БИН же под руководством А. Л. Тахтаджяна были созданы рабочие коллективы, которые разработали концепцию индивидуальной охраны видов растений, критерии отбора видов для охраны, систему мер отбора, создали первые сводки по редким и исчезающим видам, сыграли ведущую роль в выпуске 2-го издания государственной «Красной книги СССР» и организовали работу по подготовке «Красной книги РСФСР». Во всех работах этого рода отражается единая концепция сочетания в природоохранных мероприятиях рациональных форм использования ресурсов и различных режимов охраны. Но еще далеко не все теоретические разработки в этом направлении опубликованы.

Таким образом, Ботанический институт РАН имеет давние традиции (и давно оформившиеся научные школы) в целом ряде исследований по биоразнообразию. Многие из этих школ развиваются вплоть до наших дней, и есть хорошие кадры и ныне. Задача состоит в том, чтобы все эти коллективы работали, по крайней мере понимая, что их может объединить одно дело —

создание и совершенствование общей теории биоразнообразия и его охраны. В этой области исследования еще многое не сделано.

В сущности до сих пор нет сколько-нибудь точных количественных данных на всех уровнях биоразнообразия. Далеко не закончен этап описания видового и таксономического разнообразия России (и тем более Палеарктики). Многое предстоит сделать в этом отношении в коллективных работах по созданию «Флоры Северо-Восточной Евразии» и «Панарктической флоры», особенно по низшим растениям, а также в учете и описании микобиоты.

Разнообразие растительных сообществ также не описано до конца, но, главное, нет и полностью законченной общей теории, где объяснялись бы основные закономерности, определяющие уровень разнообразия.

Следует поработать и над созданием теории разнообразия биомов, хотя построение ее начато и пересмотр кардинальных признаков — богатства и оригинальности флор, состава элементов в них — уже ведется.

Нужно связать воедино в рамках хотя бы неоген—четвертичного периода палеоботанические данные и данные по современному разнообразию и определить параметры изменений за разное время в разных условиях и в разных географических странах. Без общей теории, объясняющей изменения разнообразия в природных процессах, в сущности до сих пор нельзя правильно строить стратегию его охраны; например, мы не знаем долю нормально вымирающих видов, равно как не знаем и долю вновь появляющихся и т. п.

Необходимо также обобщить в единой стратегии и рациональные щадящие способы хозяйствования и использования природных растительных ресурсов и оптимальные режимы охраны растительного покрова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 VII 1994

SUMMARY

This article is a report on the 280-year jubilee meeting held in the Komarov Botanical Institute. The history of the establishment of the collections and an estimate of the value of the presentday collections as a working base for the study of biological diversity are given. The traditions of works in the systematics of different taxa, the compiling of Floras and «manuals», the development of the theory of species and speciation, and the building of the system of flowering plants are discribed. Brief consideration is given to the study of the diversity of plant communities, the creation of a general theory for the organization of vegetation cover and for its protection. The prospect of the development in some areas of reserch designed to establish a general theory of biological diversity is discussed.

УДК 582.52/59 : 581.43 : 58.143.311

А. К. Тимонин

ПОЧЕМУ ДО СИХ ПОР НЕ ОПИСАН ПРОЦЕСС ВТОРИЧНОГО УТОЛЩЕНИЯ В КОРНЯХ ОДНОДОЛЬНЫХ? К ВОПРОСУ О РОЛИ СТРУКТУРНЫХ ЗАПРЕТОВ В ЭВОЛЮЦИИ

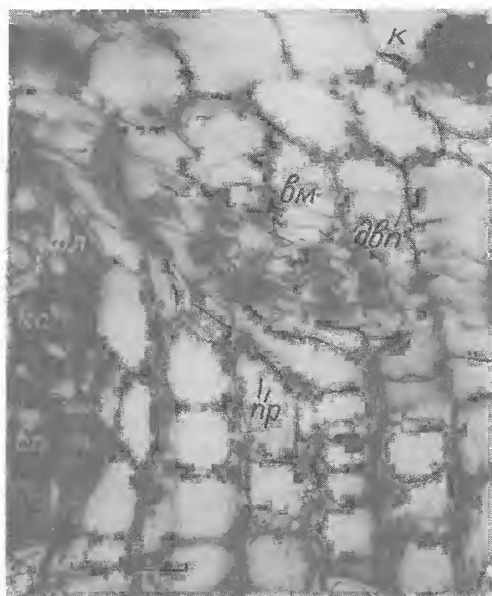
A. K. TIMONIN. WHY THE PROCESS OF SECONDARY THICKENING HAS NOT BEEN DESCRIBED IN MONOCOTYLEDONOUS ROOTS SO FAR? ON THE PROBLEM OF EVOLUTIONARY MEANING OF STRUCTURAL CONSTRAINTS

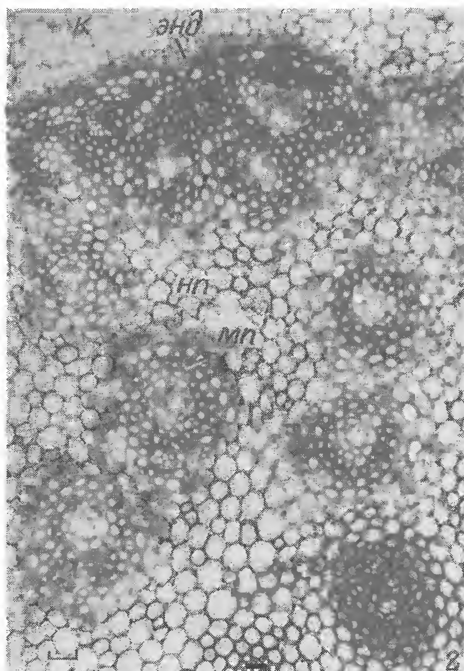
Вторичное утолщение особого типа хорошо известно в стеблях однодольных растений из родства *Liliales* s. ampl., но отсутствует в их корнях. Высказано предположение, что однодольные, утратившие в ходе эволюции типичный камбий, приобретали латеральную меристему только путем пролонгации деятельности остаточной меристемы на стадию вторичного роста. Конструкция апекса побега допускала такую пролонгацию, а конструкция апекса корня не допускала. Поэтому повторное возникновение вторичного утолщения у однодольных было возможным в стеблях и оказалось «запрещенным» в корнях.

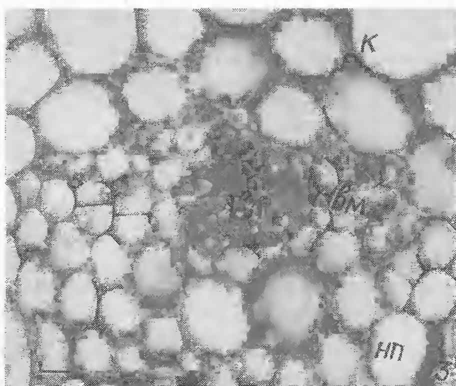
Одна из характернейших особенностей однодольных, входящая в синдром этого таксона, — отсутствие функционирующего камбия, а обычно — любых латеральных меристем. Следствием этого является неспособность однодольных ко вторичному утолщению осевых органов. Тем большего внимания заслуживают те весьма немногие однодольные (все они принадлежат к группе родства *Liliales* s. ampl.; см.: Chakroun, 1983), осевые органы которых способны утолщаться вторично.

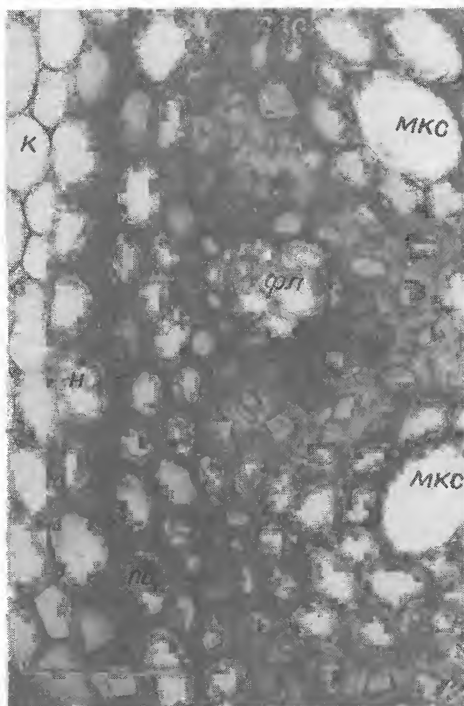
Механизм такого утолщения в настоящее время хорошо изучен и многократно описан как в специальных работах, так и во многих справочниках и учебниках (Schoute, 1903; Helm, 1936; Cheadle, 1937; Раздорский, 1949; Tomlinson, 1964; Эсау, 1969; Tomlinson, Esler, 1973; Chakroun, 1983; Rohweder, Endress, 1983, и др.). Он оказался единообразным у всех однодольных, обладающих данной способностью, и обусловлен деятельностью особой латеральной меристемы. Последняя развивается на периферии центрального цилиндра снаружи от внешних первичных проводящих пучков и отграничивает центральный цилиндр от коровой зоны.

Эта меристема представлена на поперечном срезе органа несколькими слоями клеток таблитчатой формы (рис. 1, *1*), на тангенциальном — неправильной. Она откладывает производные в двух направлениях — внутрь и наружу. Центрифугальные производные скудны, однородны и пополняют коровую паренхиму. Значительно более обильные центрипетальные производные представлены клетками двух типов, различия между которыми проявляются очень быстро. Бóльшая часть производных дифференцируется без последующих клеточных делений в основную паренхиму, в надземных стеблях одревесневающую, в подземных корневищах иногда остающуюся неодревесневшей (Cheadle, 1937; Tomlinson, Zimmermann, 1969; Chakroun, 1983). Производные второго типа образуются компактными продольными тяжами. Они интенсивно делятся продольно в разных плоскостях (рис. 1, *1*) и формируют вторичные









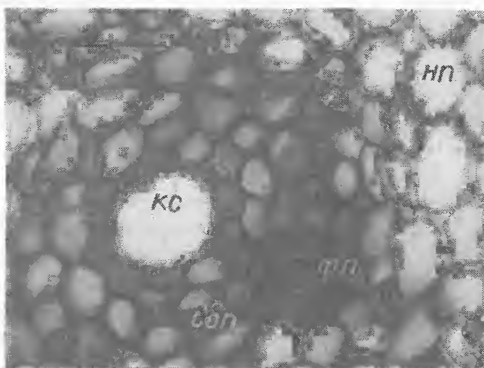


Рис. 1. Участки поперечных разрезов стеблей (*1, 3*) и корней (*2, 4, 5*) однодольных и центросеменных растений.

1 — *Aloë arborea*; *2, 4, 5* — *Dracaena hookeriana*; *3* — *Pleuropetalum darwinii*. *вм* — меристема вторичного утолщения, *вп* — вторичный пучок, *двп* — дифференцирующийся вторичный пучок, *дмп* — дифференцирующийся «медуллярный» пучок, *к* — кора, *кс* — ксилема, *мкс* — метаксилема, *мп* — «медуллярный» пучок, *нп* — неодревесневшая стелярная паренхима, *пкс* — протоксилема, *пр* — пора, *пц* — перицикл, *фл* — флоэма, *энд* — эндодерма. Масштабная линейка: *1*—*5* — 0.05 мм.

проводящие пучки, как правило, амфивазального типа. В результате в осевом органе возникает цилиндр вторичной «древесины», окружающий сердцевиноподобную неодревесневающую первичную стелярную паренхиму, пронизанную коллатеральными первичными проводящими пучками.

Разные авторы единодушны не только в интерпретациях механизма вторичного утолщения осевых органов у однодольных, но и в том, что при описании этого процесса ограничиваются только данными по вторичному росту стеблей, тогда как о вторичном утолщении корней либо вообще не упоминают, либо констатируют его отсутствие в этом органе.

Единственным известным мне исключением является работа P. Tomlinson и M. Zimmermann (1969), в которой упомянуто о вторичном утолщении корней у неких неназванных видов *Dracaena*. Но и эти авторы не приводят ни подробного описания вторичного утолщения в корнях, ни иллюстративного подтверждения своих данных. Это потребовало дополнительного исследования корней у представителей рода *Dracaena*. Материалом для исследования послужили разновозрастные придаточные корни *Dracaena deremensis* N. E. Br., *D. fragrans* (Linn.) Ker.-Gawl., *D. hookeriana* C. Koch, *D. marginata* Lam., собранные с живых растений в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (*D. hookeriana*) и Ботанического сада Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (остальные виды). Оказалось, что старые участки корней у *D. fragrans*, *D. deremensis* и *D. hookeriana* действительно сильно напоминают анатомически стебли, имеющие вторичное строение: под паренхимной корой находится цилиндр «древесины», в лигнифицированной основной ткани которого проходят коллатеральные проводящие пучки; центральная зона корня выполнена неодревесневшей паренхимой, пронизанной пучками (рис. 1, *2*).

Однако более внимательное исследование показывает, что отмеченное сходство весьма поверхностно. Снаружи от «вторичной древесины» корня располагается не латеральная меристема, как в стебле, а свойственный корню типичный паренхимный однослойный перицикл и далее наружу — типичная эндодерма (рис. 1, *4*). Сама периферическая область «вторичной древесины» также имеет вполне типичное для периферии корневой стелы строение: чередующиеся по радиусам участки флоэмы и цепочки элементов протоксилемы, внутри от которых на некотором отдалении находятся поодиночке или группами трахеиды метаксилемы. В этом отношении строение корней исследованных видов *Dracaena* принципиально ничем не отличается от первичного строения толстых корней, свойственных многим другим однодольным, не обладающим способностью ко вторичному утолщению осевых органов.

По-настоящему уникальной чертой анатомии корней некоторых видов *Dracaena* являются коллатеральные проводящие пучки, находящиеся во внутренней паренхимной зоне радиального пучка (рис. 1, *2*). Они возникают следующим образом. В апексе корня закладывается провакулярный тяж будущего радиального пучка, имеющий очень большой диаметр относительно диаметра корня. В нем, как обычно, центростремительно дифференцируются первичные флоэма и ксилема. Однако проводящие элементы развиваются лишь на периферии провакулярного тяжа, а вся его центральная часть превращается в паренхимную «сердцевину» (здесь уместно вспомнить, что корни с паренхимной «сердцевиной» — отнюдь не редкость среди однодольных). Тут и там отдельные группы клеток дифференцирующейся «сердцевины», располагающиеся продольными тяжами, начинают интенсивно делиться продольно в разных плоскостях, образуя провакулярные тяжи позднейших «медуллярных» проводящих пучков (рис. 1, *5*). Я допускаю, что такие пучки заслуживают названия вторичных, но их появление никак нельзя связать с функционированием оформленной латеральной меристемы. Вероятнее всего, корни всех видов *Dracaena* в действительности не обладают способностью ко вторичному утолщению, хотя их структура по некоторым признакам сходна со вторичной структурой стеблей однодольных растений.

Следовательно, можно принять, что у однодольных вторичное утолщение и в самом деле приурочено только к стеблям и не встречается в корнях. Это резко контрастирует с двудольными растениями, у которых корни и стебли обычно сходны как по способности ко вторичному росту, так и по способам вторичного утолщения. Более того, у многих двудольных трав вторичное утолщение в корнях выражено сильнее, чем в стеблях.

Отмеченную у однодольных приуроченность вторичного утолщения только к стеблям можно было бы признать результатом какого-то особого события в их эволюции и в этом смысле считать случайной. Однако чрезвычайно похожая ситуация была выявлена у центросеменных из двудольных. У некоторых центросеменных обнаружено вторичное утолщение так называемого бескамбиального типа (Тимонин, 1988), во всех существенных чертах подобное вторичному утолщению стеблей однодольных (рис. 1, *3*). Утолщение этого

типа у центросеменных также оказалось приуроченным только к стеблям и никогда не отмечалось в корнях, хотя вторичный рост разных типов в корнях центросеменных выражен очень хорошо. Сходство между однодольными и центросеменными в «распределении» по органам бескамбиального модуса вторичного утолщения предполагает существование общей причины данного феномена.

Очевидно, что указанное сходство нельзя трактовать как наследие общего предка однодольных и центросеменных, ибо близкого родства между этими таксонами нет (Кузнецов, 1936; Виноградов, 1958; Cronquist, 1968; Hutchinson, 1973; Thorne, 1976; Тахтаджян, 1987, и др.). Более того, есть определенные основания полагать, что утолщение бескамбиального типа возникло не у предков *Centrospermae*, а в пределах этого таксона и совершенно независимо от однодольных (Тимонин, 1987, 1990). То, что однодольные и центросеменные независимо приобрели вторичное утолщение бескамбиального типа только в стеблях, нельзя объяснить и их одинаковой экологической специализацией. Следовательно, причины приуроченности бескамбиального модуса вторичного утолщения именно к стеблям целесообразно искать в структурных особенностях осевых органов покрытосеменных растений и в особенностях самого модуса утолщения.

В связи с этим прежде всего бросается в глаза сходство в строении и функционировании меристем бескамбиального вторичного утолщения у однодольных и центросеменных и остаточной меристемы апекса побега у покрытосеменных. Это не удивительно, так как вторичное утолщение бескамбиального типа в стеблях центросеменных возникло, вероятнее всего, в результате продления образовательной деятельности кольца остаточной меристемы апекса на стадию вторичного роста (Тимонин, 1988). Взаимоотношения между остаточной меристемой апекса побега и меристемой вторичного утолщения у однодольных несколько менее определенны.

Одни авторы (Wassidlo, 1869, цит. по: Stevenson, 1980; Helm, 1936; Philipson et al., 1971; Diggle, De Mason, 1983a, b; Rohweder, Endress, 1983; Rudall, 1984, и др.) описывают тесную связь меристемы вторичного утолщения с остаточной меристемой апекса, частью которой она фактически и является (рис. 2, *а—в—г*). Напротив, другие авторы (Scott, Brebner, 1893; Stevenson, 1980; Chakroun, Hébant, 1983, и др.) указывают, что меристема вторичного утолщения у однодольных возникает из периферической паренхимы стебля спустя некоторое время после прекращения функционирования остаточной меристемы апекса (рис. 2, *а—б—г*).

Сходство между обеими меристемами в характере деятельности, непосредственный переход остаточной меристемы апекса в меристему вторичного утолщения, наблюдаемый у многих однодольных, сочетающийся с тем, что вторичные пучки, откладываемые латеральной меристемой, акропетальнее проходят по стеблю как первичные пучки, образуемые остаточной меристемой апекса (Zimmermann, Tomlinson, 1970; Simpson, 1975, цит. по: De Mason, 1983; Diggle, De Mason, 1983a), — все это признаки, свидетельствующие о тесной исходной связи между обеими меристемами. Временной и топографический «разрывы» между ними, обнаруженные у ряда однодольных, можно трактовать либо как простую паузу в активности единой меристемы, либо как эволюционно вторичное рассогласование процессов первичного и вторичного роста стебля. Поэтому можно согласиться с теми ботаниками, которые считают, что в основе появления вторичного утолщения стеблей у однодольных лежало продление процессов весьма выраженного в этом таксоне первичного утолщения на стадию вторичного роста (Helm, 1936; Chakroun, 1983; Diggle, De Mason, 1983b; Rohweder, Endress, 1983; Rudall, 1984) (рис. 2, *а—в—г*).

Таким образом, и у центросеменных, и у однодольных бескамбиальное вторичное утолщение стеблей представляет собой результат закрепившейся

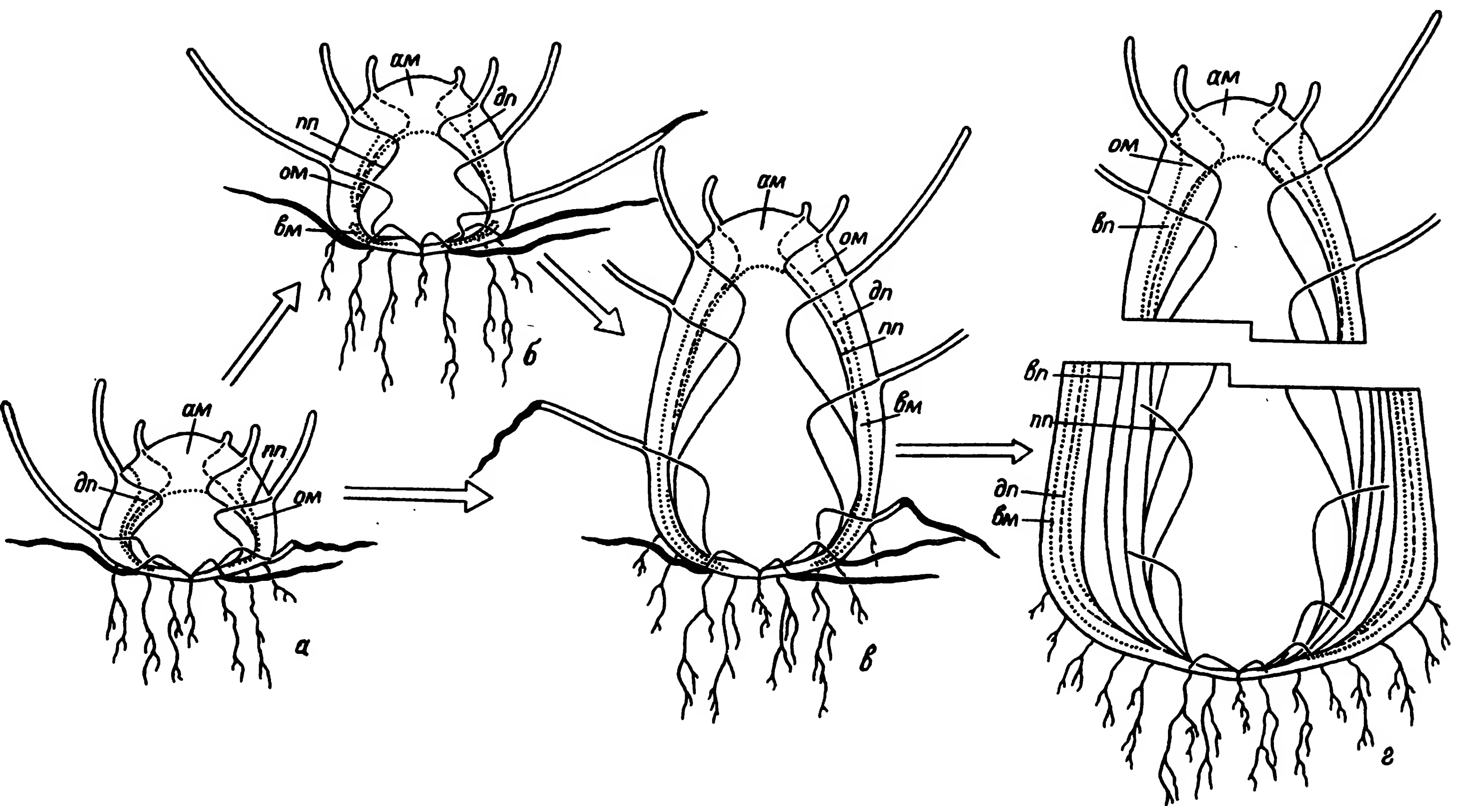


Рис. 2. Переход от первичного утолщения ко вторичному в стебле однодольного растения, по данным разных авторов (Wassidlo, 1869, цит. по: Stevenson, 1980; Scott, Brebner, 1893; Helm, 1936; Philipson et al., 1971; Stevenson, 1980; Chakroun, Hébant, 1983; Diggle, De Mason, 1983a,b; Rohweder, Endress, 1983; Rudall, 1984).

ам — апикальная меристема, *вм* — меристема вторичного утолщения, *вп* — вторичный пучок, *дп* — дифференцирующийся пучок, *ом* — остаточная меристема, *пп* — первичный пучок.

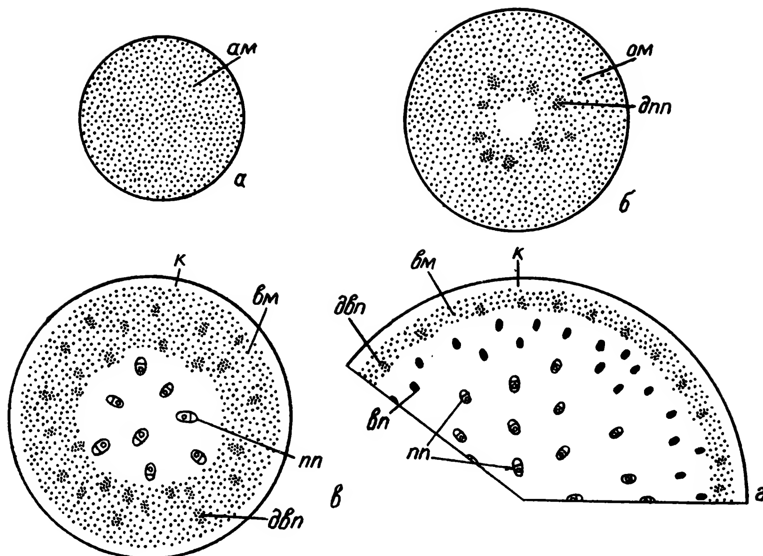


Рис. 3. Последовательные стадии формирования вторичной структуры стебля однодольного растения (по: Эсау, 1969, и др.).

ам — апикальная меристема, *вм* — меристема вторичного утолщения, *вп* — вторичный пучок, *двп* — дифференцирующийся вторичный пучок, *дпп* — дифференцирующийся первичный пучок, *к* — кора, *ом* — остаточная меристема, *пп* — сформировавшийся первичный пучок.

эволюционно пролонгации первичного утолщения. Это то общее, что проявляется в эволюционном становлении бескамбиального утолщения стеблей в обоих таксонах. Поэтому именно в обстоятельствах, сопутствовавших пролонгации первичного утолщения на стадию вторичного роста, следует искать причины отсутствия вторичного утолщения в корнях однодольных.

Какие же особенности первичного утолщения допустили его пролонгацию в стебле и воспрепятствовали в корне?

Остаточная меристема апекса побега, осуществляющая его первичное утолщение, представлена многослойной зоной. Ее наружные клетки активно пролиферируют, а внутренние постепенно дифференцируются в паренхимные элементы, вследствие чего зона пролиферации смещается центрифугально (рис. 3, *а—в*). Часть клеток остаточной меристемы преобразуется в элементы прокамбия, располагающиеся у однодольных (рис. 3, *б*) и центросеменных с бескамбиальным модусом вторичного роста отдельными продольными тяжами. Чем позднее дифференцируется тяж прокамбия, тем дальше от оси стебля он закладывается.

Если снаружи от прокамбиальных тяжей сохраняются клетки остаточной меристемы, то появляется возможность продления времени ее пролиферации (рис. 3, *б, в*). При этом существенно то, что процессы пролиферации меристемы, заложения в ней прокамбиальных тяжей и их дифференциации в проводящие пучки непосредственно не связаны друг с другом и могут происходить одновременно (рис. 3, *в*). Поэтому в стебле могут одновременно существовать и дифференцированные проводящие пучки, осуществляющие транспорт веществ, и активно пролиферирующая остаточная меристема, становящаяся латеральной меристемой и обеспечивающая вторичный прирост в толщину (рис. 3, *г*).

Корень покрытосеменных растений в ходе первичного роста также способен утолщаться, у ряда растений значительно. Однако вместо кольцевой остаточной меристемы в нем образуется единственный центральный тяж прокамбия бу-

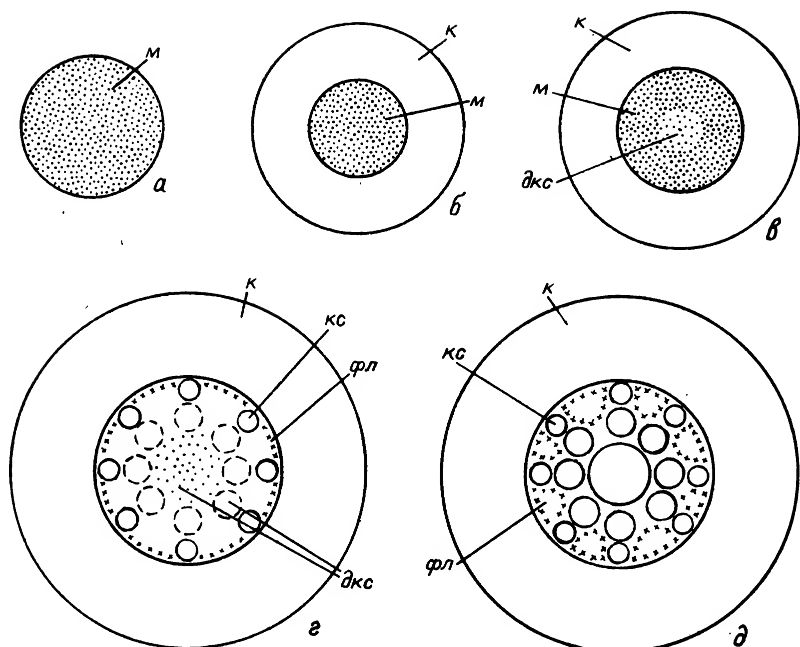


Рис. 4. Последовательные стадии формирования дефинитивной структуры корня однодольного растения (по: Эсау, 1969, и др.).

дкс — дифференцирующаяся ксилема, *к* — кора, *кс* — ксилема, *м* — меристема, *фл* — флоэма.

дущего радиального пучка (рис. 4, *а, б*). Он занимает почти весь объем центрального цилиндра. Дифференциация постоянных элементов радиального пучка начинается эндархно (рис. 4, *в*), но очень быстро сменяется на экзархную. Поэтому появление в корне дефинитивных проводящих элементов облигатно связано с дифференциацией периферических элементов прокамбиального тяжа и соответственно с потерей ими способности пролиферировать (рис. 4, *г, д*). До тех пор, пока в корне периферические клетки прокамбиального тяжа пролиферируют, в нем не могут развиться проводящие элементы. Вследствие этого во все время первичного роста корня транспорт веществ в нем должен идти по неспециализированным, в значительной мере меристематическим клеткам. Такой транспорт едва ли может быть настолько интенсивным, чтобы обеспечить как питание растущего корня, так и отток веществ, поглощаемых им из почвы. Это в свою очередь не допускает существенное продление первичного роста корня в толщину, чем автоматически предотвращает появление в нем бескамбиального модуса вторичного утолщения.

Однодольные в ходе своей эволюции утратили камбий. Поэтому у них остался единственный способ возникновения вторичного роста осевых органов — пролонгация процессов первичного роста в толщину. Такая пролонгация оказалась возможной в стебле, но неосуществима в корне из-за конструктивных особенностей стелы последних. Вот почему до сих пор не выявлены достоверные примеры вторичного утолщения корней у однодольных растений, и мало надежды на то, что такие примеры будут найдены в будущем.

Я глубоко признателен за помощь в получении материала Т. Д. Вышенской и Н. Н. Капрановой и в микрофотосъемке препаратов А. Г. Девятову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградов И. С. Сокращенное изложение системы покрытосеменных // Проблемы ботаники. М.—Л., 1958. С. 9—66.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936. 456 с.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тимонин А. К. Аномальное утолщение осевых органов центросеменных (на примере *Amaranthaceae* Juss.). 2. Эволюционные аспекты // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 92—103.

Тимонин А. К. Об эволюции аномального вторичного утолщения центросеменных // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49. № 2. С. 186—201.

Тимонин А. К. О возникновении аномального модуса вторичного утолщения осевых органов у центросеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С. 78—85.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Chakroun S. Les formations secondaires des monocotylédones: conceptions actuelles // Ann. Biol. 1983. T. 22. N 2. P. 187—199.

Chakroun S., Hébant Ch. Developmental anatomy of *Aphyllanthes monspeliensis*, a herbaceous monocotyledon with secondary growth // Plant. Syst. Evol. 1983. Vol. 141. N 3-4. P. 231—241.

Cheadle V. I. Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons // Bot. Gaz. 1937. Vol. 98. N 3. P. 535—555.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Boston, 1968. X. 396 p.

De Mason D. A. The primary thickening meristem: definition and function in monocotyledons // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 6. P. 955—962.

Diggle P. K., De Mason D. A. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. I. Histology of the mature vegetative stem // Amer. J. Bot. 1983a. Vol. 70. N 8. P. 1195—1204.

Diggle P. K., De Mason D. A. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. II. Ontogenetic relationship within the vegetative stem // Amer. J. Bot. 1983b. Vol. 70. N 8. P. 1205—1216.

Helm J. Das Erstärkungswachstum der Palmen und einiger anderer Monokotylen, zugleich ein Beitrag zur Frage des Erstärkungswachstums der Monokotylen überhaupt // Planta. 1936. Bd 26. H. 2. S. 319—364.

Hutchinson J. The families of flowering plants. 3 ed. Oxford, 1973. 628 p.

Philipson W. R., Ward J. M., Butterfield B. G. The vascular cambium: its development and activity. London, 1971. 182 p.

Rohweder O., Endress P. K. Samenpflanzen: Morphologie und Systematik der Angiospermen und Gymnospermen. Stuttgart—N. Y., 1983. VIII. 389 S.

Rudall P. Taxonomic and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in *Iridaceae* // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145. N 4. P. 524—534.

Schoute J. C. Die Stammesbildung der Monokotylen // Flora. 1903. Bd 92. H. 1. S. 32—48.

Scott D. H., Brebner C. On the secondary tissues in certain monocotyledons // Ann. Bot. 1893. Vol. 7. N 1. P. 21—62.

Stevenson D. W. Radial growth in *Beaucarnea recurvata* // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 4. P. 476—489.

Thorne R. F. A phylogenetic classification of the Angiospermae // Evol. Biolog. N. Y. — London, 1976. Vol. 9. P. 35—106.

Tomlinson P. B. Stem structure in arborescent monocotyledons // The formation of wood in forest trees. N. Y.—London, 1964. P. 65—86.

Tomlinson P. B., Esler A. E. Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand // New Zeal. J. Bot. 1973. Vol. 11. N 4. P. 627—644.

Tomlinson P. B., Zimmermann M. H. Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth — an introduction // Journ. Arnold Arbor. 1969. Vol. 50. N 2. P. 157—179.

Zimmermann M. H., Tomlinson P. B. The vascular system in the axis of *Dracaena fragrans* (*Agavaceae*). 2. Distribution and development of secondary vascular tissue // Journ. Arnold Arbor. 1970. Vol. 51. N 4. P. 478—491.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 15 I 1993

SUMMARY

Secondary thickening of special kind inheres only in stems of some monocotyledons of the *Liliales* s. ampl. affinity and never occurs in their roots. This dissimilarity between two axial organs is proposed to be due to mode of evolutionary origin of the secondary thickening in monocotyledons. Primary cambiumless monocotyledons had to acquire the lateral meristem only by the extention of the residual meristem functioning to the stage of secondary growth. The shoot apex construction allows vascular tissues to differentiate while the residual meristem continues to function and thus becomes the secondary thickening meristem. On the contrary, the root apex construction is such that the vascular tissues differentiate when the activity the outmost provascular meristem has already ceased. So, if the primary thickening continue in roots, the differentiation of its vascular tissues would be delayed. This precluded the essential continuation of the primary thickening and the origin of the secondary thickening in the root.

УДК 581.524.34 : 581.9

К. Ф. Хмелев, М. А. Березуцкий

ТЕНДЕНЦИИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

K. F. KHMELEV, M. A. BEREZUTSKY. ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF THE PRYVOLZHSKAYA HILLS FLORA

Рассмотрены тенденции антропогенной трансформации структур трех локальных флор южной части Приволжской возвышенности за последние 100 лет. Антропогенное воздействие на флору указанного региона привело к обеднению флор территорий с сельскохозяйственными ландшафтами и обогащению флоры окрестностей крупного города. Наблюдается сдвиг систематической структуры флор в направлении от бореальных к аридным. Однодольные во всех флорах потеряли больший процент видов, чем двудольные. Среди ценотических групп наиболее уязвимыми оказались виды влажных и переувлажненных местообитаний. Среди жизненных форм наиболее устойчивыми являются древесные виды, наименее — одно—двулетние виды. Инвазия адвентивных видов наиболее легко идет в пойменные ценозы. В целом антропогенное воздействие на флору южной части Приволжской возвышенности привело к ее аридизации и синантропизации.

Изучение процессов антропогенной трансформации флоры в настоящее время особенно актуально, так как обеднение флористического состава (уменьшение биологического разнообразия) неизбежно сопровождается не только снижением устойчивости растительного покрова ко всякого рода внешним воздействиям (Горчаковский, 1979), но и сокращением потенциальных возможностей эволюции, искусственным обеднением филогенеза, филоценогенеза и биотогенеза (Камелин, 1978).

Проблема антропогенной трансформации флоры

В большинстве районов земного шара антропогенное воздействие на флору приводит к исчезновению отдельных таксонов, особенно эндемичных; антропогенной редукции ареала в результате либо прямого направленного уничтожения видов (полевые сорняки), либо уничтожения специфических биотопов; антропогенному поддержанию реликтов; антропогенному расширению ареалов отдельных видов; появлению новых таксонов в связи с возникновением новых специфических биотопов (Jager, 1977). Кроме того, интегральное воздействие двух процессов — внедрения адвентивных видов и вымирания части аборигенных видов под влиянием антропогенных факторов — приводит к унификации флор земного шара, маскирует и обедняет их специфичность (Малышев, 1981).

В целом процент исчезнувших видов обратно пропорционален размеру территории флоры и прямо пропорционален степени антропогенного воздействия. Потери аборигенной флоры больших территорий (например, государств, географических регионов) к настоящему времени относительно невелики. Так, во флоре Великобритании в целом исчезло лишь 1.3% видов (Perring et al., 1970), территории бывшей Западной Германии — 2.4% (Sukopp, 1976), Нидерландов — 3.6% (Westhoff, 1976) и во флоре Бельгии — 4.8%

(Lawalree, 1971). Значительно более велик процент исчезнувших видов во флорах маленьких территорий, подверженных антропогенному прессу, например во флорах городов и их окрестностей. Так, из флоры окр. Вердена (Германия) за 20 лет исчезло 7.3% видов (Fischer, 1987), из флоры Варшавы за 150 лет — 15% (Sudnik-Wojcikowska, 1987), из флоры Айскирхен (Германия) за последние 70 лет — 15.9% видов (Zimmermann-Pawlowsky, 1985). Аборигенная флора средних по размеру территорий в разных регионах пострадала по-разному. Так, из флоры двух округов штата Иллинойс (США) за 150 лет исчезло 16% видов (Myers, Henri, 1976), из флоры Вестфалии (Германия) за 125 лет — 9% (Runge, 1977), из флоры кантона Аргау (Швейцария) за 150 лет — 19% видов (Keller, Hartmann, 1986), в то же время в отдельных районах Финляндии число исчезнувших видов составило лишь 2—3.3% (Uotila, 1988). Наиболее сильно от антропогенного воздействия страдает флора небольших островов. Так, с о-ва Мачайас Сил (США) за 15 лет исчезло около 30% видов (Pike, Hodgdon, 1962), с о-ва Вурн (Нидерланды) за 19 лет — 104 вида (Dick, 1985), а с о-вов Каттиханк (США) — 62 вида (O'Neill, 1981).

Процесс обеднения аборигенной флоры коснулся даже заповедников. Из заповедника «Священное море» (Германия) за период с 1957 по 1967 г. исчезло 10 видов (Runge, 1967), а из Жигулевского заповедника за последние 35 лет — 74 вида (Плаксина, 1983).

К сожалению, при изучении антропогенной трансформации флор авторы уделяют крайне мало внимания исследованию изменения их систематической структуры. Для большей части флор к настоящему моменту установлен лишь тот факт, что сильна опасность исчезновения из них видов сем. *Orchidaceae* (Чопик, 1972). Так, данное семейство пострадало сильнее, чем остальные, во флорах Нидерландов (Westhoff, 1976), Варшавы (Sudnic-Wojcikowska, 1987) и ее пригородов (Nowak, 1983), а также во флоре Лейстершира (Великобритания) (Primavesi, 1967).

В России наиболее полно изучено изменение систематической структуры флоры под влиянием антропогенных факторов для флоры Казани (Ильминских, 1984, 1989). Здесь из двух классов покрытосеменных сильнее пострадали однодольные; повысилась роль таких семейств, как *Fabaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae,* понизилась роль *Cyperaceae, Scrophulariaceae, Ranunculaceae.* В частности, *Cyperaceae* в списке ведущих семейств флоры переместилось с третьего места на восьмое.

Анализ литературных источников показывает, что практически во всех исследованных районах наблюдается одна и та же тенденция: в результате антропогенного воздействия прежде всего страдают виды влажных и переувлажненных местообитаний и сегетальные сорняки. Например, во флоре Швейцарского кантона Аргау (Keller, Hartmann, 1986) наибольший процент исчезнувших видов характерен для верховых болот (31%), сорных местообитаний (от 21 до 30%) и стоячих водоемов (21%); в Нидерландах (Westhoff, 1976) сильнее всего пострадали луговые виды, полевые сорняки, но наиболее угрожающее положение у видов переувлажненных местообитаний (болот, сырых лугов); в окр. Вердена (Германия) сильнее всего страдают виды сорных и влажных местообитаний, сегетальные сорняки и водные виды (Fischer, 1987); во флоре Вестфалии также более уязвимыми оказались луговые, болотные виды и полевые сорняки (Runge, 1977). В урбанизированной среде помимо перечисленных выше групп уязвимыми оказываются также лесные виды. Так, во флоре Варшавы более всего пострадали виды лесов и кустарников (Sudnik-Wojcikowska, 1987), в Казани — лесные и болотные виды (Ильминских, 1989), а в урбанизированной среде флоры Белоруссии наиболее сильно сокращается доля лесных, луговых, болотных и водных видов (Парфенов и др., 1985).

Во многих флорах наиболее уязвимы виды верховых болот (Runge, 1977; Petersen, 1980; Keller, Hartmann, 1986). Это связано прежде всего с тем, что

антропогенное воздействие повсеместно вызывает евтрофизацию почв и водоемов, которая приводит к исчезновению олиготрофных видов, особенно характерных для верховых болот. Так, на болотах Центрального Черноземья в результате антропогенного воздействия появляются виды, характерные для евтрофных почв (Хмелев, 1976). Также значителен процент исчезнувших и сильно сократившихся в численности водных видов. Эта группа наиболее сильно пострадала на Мюнхенской равнине (Германия) (Kohler et al., 1987), в Национальном парке Ист-Харбор (США) (Moor, 1976), в заливе Пул Уайк оз. Уиндермер (Великобритания) (Wade et al., 1981), в озерах Восточного Окобохо (США) (Volker, Smith, 1965) и Белое (Украина) (Дубина, 1984).

Во всех регионах антропогенное воздействие приводит к процессу «ксерофитизации» флор. Так, в Белоруссии наблюдается тенденция флоры к общей ксерофитизации (Парфенов, Блажевич, 1978), поскольку сильнее всего страдают мезофильные и мезогидрофильные виды (Парфенов и др., 1985). Во флоре Удмуртии (Ефимова, Ильминских, 1985) наиболее значителен процент исчезнувших и сократившихся в численности видов среди гигро- и гидрофитов. В частности, если во всей аборигенной флоре Удмуртии гидрофиты составляют 5%, то среди видов, сократившихся в численности, их 8%; гигрофитов во всей флоре 34%, а среди исчезнувших — 52%. Тенденция к общей ксерофитизации характерна и для локальных территорий. Например, на о-ве Ада Цыганлия (Сербия) наибольший процент исчезнувших видов (23%) среди гигрофитов (Radulovic, 1984), а на о-ве Хуан-Фернандес (Чили) во флоре уменьшается доля мезофитов и увеличивается доля ксерофитов (Sanders et al., 1982).

В результате антропогенного воздействия на окружающую среду изменяется и состав сегетальной флоры. В динамике сегетальной флоры стран Центральной Европы и Швеции, где этот процесс исследован наиболее полно, наблюдаются следующие тенденции. 1) Внесение большого количества удобрений и выведение бедных почв из пахотного фонда приводят к уменьшению встречаемости или полному исчезновению олиготрофных сорняков и широкому распространению евтрофных (Otto, 1981; Hilbig, 1987; Kuhn, 1987). 2) В результате интенсивного применения гербицидов происходит стерилизация многих сегетальных видов, что приводит к уменьшению их числа во флоре (Rau, 1970; Kuhn, 1987); особенно сильно это сказывается на представителях семейств *Brassicaceae* и *Fabaceae*. В то же время происходит увеличение встречаемости сорняков из сем. *Poaceae*, устойчивого к гербицидам. 3) Из-за улучшения очистки семян происходит уменьшение встречаемости видов, распространяющихся с семенами культивируемых растений (Hjelmqwist, 1958; Herbich, 1986; Kuhn, 1987). 4) Вследствие раннего сенокошения во флоре уменьшается число сегетальных сорняков с длительным вегетационным периодом, поздно созревающих (Kuhn, 1987). 5) В результате изменения набора культивируемых видов исчезают сорняки, тесно связанные с той или иной культурой. Например, в Польше с прекращением выращивания льна полностью исчезли некоторые сорняки льняных посевов (Herbich, 1986; Warcholinska, 1986). 6) В связи с уплотнением почвы тяжелыми сельскохозяйственными машинами, с одной стороны, сокращается численность влаголюбивых сегетальных видов, а с другой — распространяются виды, хорошо выдерживающие такое уплотнение почвы (Rau, 1970; Kuhn, 1987). 7) В результате известкования кислых почв увеличивается роль сорняков, предпочитающих известковые почвы, и одновременно уменьшается роль ацидофильных сорняков (Hilbig, Jage, 1984).

Местонахождение изучаемых локальных флор и методика исследования

Изучали три локальные флоры (ЛФ), находящиеся в южной части Приволжской возвышенности в степной зоне.

I. Флора окр. пос. Октябрьский (далее — ЛФ «Пос. Октябрьский») (649 видов). Пос. Октябрьский (51.5° с. ш.) расположен в Татищевском р-не Саратовской обл. в 40 км к северо-западу от г. Саратова. Значительная часть территории занята широкой безлесной поймой р. Идолги, к северу от которой рельеф более возвышенный, а к югу — равнинный. Леса представлены лишь небольшими участками в северной части территории. Впервые флора окр. пос. Октябрьский была исследована Н. Ф. Смирновым (1885) в 1885 г., повторно — М. А. Березуцким в 1986—1987 гг.

II. Флора окр. с. Чемизовка (далее — ЛФ «С. Чемизовка») (698 видов). С. Чемизовка (52° с. ш.) расположено в Аткарском р-не Саратовской обл. в 13 км севернее г. Аткарска. Рельеф исследуемой территории, находящейся на западной окраине Приволжской возвышенности, слабо холмистый, расчлененный оврагами. В направлении с севера на юг территория разделена широкой долиной р. Медведицы. Леса приурочены к пойме р. Медведицы и возвышенным участкам рельефа. Впервые флора окр. с. Чемизовка была исследована А. Я. Тугариновым (1901) в 1901 г., повторно — Березуцким в 1988—1989 гг.

III. Флора окр. г. Саратова (далее — ЛФ «Окр. г. Саратова») (892 вида). Г. Саратов (51.5° с. ш.) расположен на восточной окраине Приволжской возвышенности. Рельеф сильно расчленен, местами принимает горные формы. Леса представлены значительными участками на возвышенных частях рельефа и небольшими — в поймах рек. Исходный список флоры окр. г. Саратова был взят из публикаций Р. Д. Ивановой с соавт. (1976, 1983, 1984), где собраны все данные о находках видов с этой территории за последние 100 лет. После детальной обработки гербария кафедры экологии и систематики растений Саратовского государственного университета удалось выделить из исходного списка виды, появившиеся здесь значительно позднее начала XX в. Повторное изучение флоры окр. г. Саратова проводилось Березуцким в 1984—1991 гг.

Границы локальных флор были установлены в соответствии с теми границами, которые были приняты авторами, впервые исследовавшими данные флоры.

Исходные списки видов всех трех ЛФ были нами несколько увеличены за счет выявленных при повторном исследовании видов естественных ненарушенных местообитаний (эти виды отсутствовали в списках авторов, изучавших данные флоры в конце XIX—начале XX вв.), а также за счет новых видов, выявленных к настоящему времени в связи с изменением взглядов на объем некоторых таксонов.

Поскольку все виды первой группы являются редкими и встречаются в ненарушенных биотопах (например, *Silene baschkirorum* Janisch., *Trollius europaeus* L.), можно предположить, что они были пропущены исследователями при первом изучении флоры (хотя нельзя также исключать возможность спонтанного заноса диаспор этих видов естественными агентами — ветром, птицами и т. д.). Так как цель данной работы — изучение только антропогенных изменений флоры, все эти виды были нами включены в исходные списки флор. Такие же проблемы возникали и у флористов, изучавших антропогенную трансформацию флор в других районах земного шара (Zimmermann-Pawlowsky, 1985).

Мы не можем полностью исключить возможность пропуска некоторых очень редких видов при повторном исследовании флор. При тщательном многолетнем изучении каждой локальной флоры такая опасность очень мала, но реально существует. Однако если отдельные редкие виды и будут пропущены при повторном исследовании, то ошибки, полученные при сравнении списков, будут крайне малы и будут носить вероятностный характер, что практически не скажется на выявлении общих тенденций антропогенной трансформации всех ЛФ.

ТАБЛИЦА 1

Динамика общего числа видов исследуемых локальных флор

Локальная флора	Всего видов	Число исчезнувших видов	Процент исчезнувших видов	Число появившихся видов	Коэффициент оборота видов
«Пос. Октябрьский»	649	55	8.6	22	0.12
«С. Чемизовка»	698	35	5.0	21	0.08
«Окр. г. Саратова»	892	46	5.1	78	0.14

Результаты и обсуждение

Проанализировав динамику общего числа видов исследуемых ЛФ (табл. 1), можно констатировать, что наибольший процент уменьшения видов (8.6%) характерен для флоры окрестностей небольшого поселка, а не крупного города, как можно было бы ожидать. Следовательно, показатель исчезновения видов флоры не всегда прямо пропорционален степени урбанизированности ландшафта. В данном случае тотальная распашка степей и почти полное разрушение поймы в окр. пос. Октябрьский оказали на флору более глубокое воздействие, чем расширение поселений и сильная рекреационная нагрузка в окрестностях города. Вместе с тем коэффициент оборота видов, подсчитанный по формуле, предложенной J. Abbott и R. Black (1980), для флоры окр. г. Саратова больше, чем для двух других флор (табл. 1), что свидетельствует о большей динамичности флоры окрестностей города по сравнению с флорами окрестностей небольших населенных пунктов, расположенных в сельской местности. Динамичность флоры окр. г. Саратова определяется не бо́льшим по сравнению с другими флорами числом исчезнувших видов, а бо́льшим числом появившихся видов, что в итоге привело к обогащению флоры окр. г. Саратова на 32 вида в отличие от двух других флор, которые обеднели на 33 и 14 видов. Число родов во флоре окр. г. Саратова также увеличилось на 22, а в двух других флорах — уменьшилось на 7 и 4. Число семейств во всех трех исследуемых флорах увеличилось. Стабильным во всех флорах является соотношение уменьшения видов среди одно- и двудольных. Во всех случаях однодольные в процентном отношении потеряли почти в 2 раза больше видов («Пос. Октябрьский» — 13.7%, «С. Чемизовка» — 9.1%, «Окр. г. Саратова» — 6.9%), чем двудольные (7.4, 4.1, 4.8% соответственно).

Среди семейств, занимающих ведущее положение во флорах (табл. 2), больше всего видов исчезло из семейств *Ranunculaceae, Scrophulariaceae, Cyperaceae,* а также *Caryophyllaceae* и *Poaceae.* Менее пострадали семейства *Rosaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Boraginaceae,* а также *Asteraceae.* Интересно отметить исключительно высокую устойчивость к антропогенному влиянию представителей сем. *Rosaceae.* Возможно, это объясняется большим количеством древесных и кустарниковых видов в составе этого семейства в исследуемых флорах.

Приведенные данные позволяют говорить о тенденции к сдвигу систематической структуры исследуемых ЛФ в результате антропогенного воздействия в направлении от бореальных флор к аридным. Причем имеется в виду только тенденция, так как уязвимость каждого отдельного семейства в различных ЛФ весьма различна. Например, для сем. *Cyperaceae* отмечены самый большой процент исчезнувших видов в ЛФ «С. Чемизовка» и полное отсутствие потерь в ЛФ «Пос. Октябрьский».

Списки исчезнувших видов исследуемых флор сильно различаются. Несмотря на значительное сходство как самих флор, так и антропогенных воздействий на них, общими из исчезнувших во всех трех флорах видов являются лишь *Agrostemma githago* L. (ядовитый сегетальный сорняк, который

ТАБЛИЦА 2

Доля исчезнувших видов, %, в семействах, занимающих ведущее положение в исследуемых флорах

Локальные флоры					
«Пос. Октябрьский»		«С. Чемизовка»		«Окр. г. Саратова»	
семейство	%	семейство	%	семейство	%
Ranunculaceae	20.8	*Cyperaceae*	15.3	*Caryophyllaceae*	17.8
Poaceae	18.0	*Caryophyllaceae*	8.3	*Apiaceae*	11.5
Apiaceae	11.8	*Ranunculaceae*	8.0	*Scrophulariaceae*	8.6
Brassicaceae	11.5	*Scrophulariaceae*	7.1	*Ranunculaceae*	8.0
Caryophyllaceae	10.0	*Apiaceae*	6.9	*Fabaceae*	5.0
Scrophulariaceae	8.0	*Chenopodiaceae*	6.3	*Poaceae*	4.9
Boraginaceae	6.7	*Poaceae*	5.5	*Brassicaceae*	4.4
Fabaceae	6.4	*Brassicaceae*	2.8	*Boraginaceae*	4.0
Chenopodiaceae	5.3	*Lamiaceae*	2.7	*Cyperaceae*	3.6
Asteraceae	4.9	*Fabaceae*	2.4	*Lamiaceae*	2.4
Lamiaceae	3.3	*Asteraceae*	1.9	*Rosaceae*	2.4
Cyperaceae	0.0	*Boraginaceae*	0.0	*Asteraceae*	2.2
Rosaceae	0.0	*Rosaceae*	0.0	*Chenopodiaceae*	0.0

длительное время подвергался целенаправленному уничтожению) и *Pedicularis dasystachys* Schrenk, причины исчезновения которого пока не ясны.

Рассматривая отношение видов различных ценотических групп к антропогенному воздействию, можно констатировать (табл. 3), что во всех случаях самыми уязвимыми оказались луговые виды. Кроме них, сильно пострадали водные виды и береговые гигрофиты и мезофиты, т. е. антропогенное воздействие сильнее всего сказалось на видах пойменных местообитаний. Пойменные виды локализованы в степной зоне только в узком пространстве, прилегающем к руслам рек и другим водоемам. Именно пойма в степных районах сильнее всего подвергается такому воздействию, как выпас скота, сенокошение, застройка, рекреационные нагрузки. В результате пойменные виды не могут найти убежища на других, более засушливых местообитаниях, поэтому исчезают. Наибольшая уязвимость луговых видов также хорошо объяснима: при антропогенной нагрузке уплотняется почва и снижается количество доступной для растений почвенной влаги, что сказывается прежде всего на луговых видах; прибрежно-водные же виды обычно растут в непосредственной близости от водоемов и при уплотнении почвы не теряют доступа к воде.

ТАБЛИЦА 3

Доля исчезнувших видов, %, в основных ценотических группах исследуемых локальных флор

Виды	Локальные флоры		
	«Пос. Октябрьский»	«С. Чемизовка»	«Окр. г. Саратова»
Степные	6.5	3.8	3.2
Опушечные	4.0	3.2	4.6
Лесные	1.8	5.2	3.9
Луговые	25.9	13.2	10.8
Прибрежно-водные	11.7	3.3	4.7
Водные	7.0	10.5	28.6
Сорные	8.0	5.6	1.4

ТАБЛИЦА 4

Доля исчезнувших видов, %, среди различных жизненных форм (по системе Раункиера) в исследуемых локальных флорах

Жизненная форма	Локальные флоры		
	«Пос. Октябрьский»	«С. Чемизовка»	«Окр. г. Саратова»
Фанерофиты	0.0	0.0	0.0
Хамефиты	0.0	0.0	13.7
Гемикриптофиты	7.1	3.8	5.6
Криптофиты	11.5	6.3	6.2
Терофиты	13.2	9.0	3.1

Относительно хорошая устойчивость к антропогенному воздействию наблюдается у опушечных, лесных, степных видов. Это связано прежде всего с отсутствием крупных рубок леса в исследуемых флорах за прошедший период. Степные же растения всегда могут найти убежище на тех небольших участках (на крутых склонах, в оврагах, на обочинах дорог), которые сохраняются даже при сильной распашке, и остаются в составе флоры хотя бы в небольшом количестве. Однако редкие степные виды при тотальной распашке степей исчезают, так как их единичные местонахождения в большинстве случаев уничтожаются. Растения сорных местообитаний более сильно пострадали в ЛФ «Пос. Октябрьский» и «С. Чемизовка», где из их состава выпали в первую очередь сегетальные сорняки. В окрестностях города эта группа наименее пострадала, так как там обычно сохраняются дачные и приусадебные участки, где полевые работы ведутся часто без применения гербицидов, тяжелой техники и т. п., что позволяет многим сегетальным сорнякам найти необходимые условия для произрастания.

Из анализа устойчивости растений различных жизненных форм (по системе Раункиера) к воздействию антропогенных факторов можно сделать вывод, что самыми устойчивыми являются фанерофиты (табл. 4). Из этой группы не отмечено ни одного исчезнувшего вида во всех трех флорах. Устойчивость этих растений в условиях запрета на рубку леса вполне понятна и объясняется также большей механической прочностью и долговечностью этих форм. Во всех трех флорах наблюдается бóльшая устойчивость криптофитов по сравнению с гемикриптофитами. Вероятно, это можно объяснить тем, что их почки возобновления, как правило, находятся в почве, а уплотнение последней, к чему неизбежно приводит антропогенное воздействие, отрицательно сказывается именно на них.

В двух флорах, расположенных на территориях с сельскохозяйственными ландшафтами, самый высокий процент исчезнувших видов характерен для терофитов. Терофиты, вероятно, наиболее уязвимы, из-за того что у них должен ежегодно совершаться полный жизненный цикл и любое, даже разовое его нарушение ведет к резкому сокращению численности вида или к полному исчезновению его с территории флоры. Многолетние растения в отличие от терофитов могут длительное время присутствовать во флоре, не совершая весь жизненный цикл или совершая его нерегулярно.

При распределении видов по жизненным формам в соответствии с общим габитусом и длительностью жизненного цикла (табл. 5) выяснилось, что среди хамефитов пострадали полудревесные формы, а для всех трех флор характерна значительно бóльшая уязвимость одно—двулетних видов по сравнению с другими малолетниками (одно- и двулетниками).

При сопоставлении списка видов, исчезнувших из исследуемых флор, со списком видов, охраняемых на территории Саратовской обл. (Охраняемые

ТАБЛИЦА 5

Доля исчезнувших видов, %, среди различных жизненных форм (исходя из общего габитуса и длительности жизненного цикла) в исследуемых локальных флорах

Жизненная форма	Локальные флоры		
	«Пос. Октябрьский»	«С. Чемизовка»	«Окр. г. Саратова»
Деревья	0.0	0.0	0.0
Кустарники	0.0	0.0	0.0
Полукустарники и полукустарнички	0.0	0.0	13.7
Многолетние травы	8.0	4.4	6.0
Двулетние травы	9.4	2.3	2.6
Одно—двулетние травы	27.3	16.6	3.8
Однолетние травы	9.8	7.3	2.9

растения..., 1979), выявлено несовершенство последнего. Так, из 55 видов, исчезнувших из окр. пос. Октябрьский, охране подлежат только 7, для флоры окр. с. Чемизовка это соотношение 35 и 9, а для флоры окр. г. Саратова — 46 и 9. Вместе с тем многие из видов, занесенных в список охраняемых, встречаются в массовых количествах и не имеют тенденции к снижению численности, а численность некоторых видов, например *Salvinia natans* (L.) All., даже увеличивается. Все это свидетельствует о необходимости коррекции списка охраняемых растений Саратовской обл.

Говоря об изменениях сорной флоры исследуемых территорий, следует отметить, что рудеральная флора обогатилась во всех случаях, а сегетальная — лишь в окрестностях крупного города, но обеднела на территориях с сельскохозяйственными ландшафтами. При этом везде наблюдается тенденция к замене олиготрофных и влаголюбивых сорняков евтрофными и засухоустойчивыми. Обогащение рудеральной флоры, вероятно, связано с появлением большого количества новых рудеральных местообитаний. Обеднение сегетальной флоры, очевидно, произошло вследствие исчезновения некоторых культивируемых растений и перехода к монокультуре, евтрофизации полей и применения гербицидов, уплотнения почвы под влиянием сельскохозяйственной техники. Свободный выпас скота, обильное внесение в почву удобрений, а также замусоривание территорий приводят к замене олиготрофных сорняков евтрофными, а общая аридизация среды обитания, связанная с деятельностью человека, — к преобладанию засухоустойчивых сорняков.

Некоторые появившиеся во флорах виды проникают в естественные или близкие к естественным растительные сообщества, причем наиболее легко такие виды внедряются в пойменные ценозы (например, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray, *Elodea canadensis* Michx.). В леса и на опушки вселяются виды, граница естественного ареала которых находится недалеко от исследуемой территории (*Fraxinus excelsior* L., *Lonicera tatarica* L.). Кроме того, характерно, что натурализация дичающих видов идет лучше, чем видов, случайно занесенных на данную территорию.

В связи в вышесказанным можно констатировать, что воздействие антропогенных факторов на исследуемые локальные флоры привело к их аридизации и синантропизации, что соответствует основным тенденциям, наблюдаемым во флорах других регионов земного шара.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697—1713.

Дубина Д. В. Динамика флори і рослинності озера Беле (Одеська область) // Укр. бот. журн. 1985. Т. 41. № 1. С. 50—54.

Ефимова Т. П., Ильминских Н. Г. Причины исчезновения некоторых видов растений во флоре Удмуртии // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985. С. 50.

Иванова Р. Д., Колоскова И. Г., Рябова Т. П., Чигуряева А. А. Флора окрестностей Саратова. Ч. 1—3 // Вопр. ботаники Юго-Востока. Саратов, 1976. Вып. 2. С. 60—69; 1983. Вып. 3. С. 48—62; 1984. Вып. 4. С. 29—49.

Ильминских Н. Г. Особенности флорогенеза в условиях урбанизированной среды // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М., 1984. С. 56—57.

Ильминских Н. Г. Экологические и флористические градиенты в урбанизированном ландшафте // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1989. С. 3—5.

Камелин Р. В. Принципы отбора редких видов растений для Красной книги // Растительный мир охраняемых территорий. Рига, 1978. С. 60—67.

Малышев Л. И. Изменения флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Научн. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1981. № 3. С. 5—20.

Охраняемые растения Саратовской области / Под ред. А. А. Чигуряевой. Саратов, 1979. 120 с.

Парфенов В. И., Блажевич Р. Ю. Тенденции современной миграции флоры Белоруссии // ДАН БССР. 1978. Т. 22. Вып. 11. С. 1030—1032.

Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.

Плаксина Т. И. Результаты антропогенного воздействия на видовой состав флоры Жигулевского госзаповедника им. И. И. Спрыгина // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1983. С. 71—76.

Смирнов Н. Ф. Явнобрачные растения окрестностей с. Николаевского Саратовского уезда // Тр. О-ва естествоисп. при Имп. Казанск. ун-те. Казань, 1885. Т. 14. Вып. 3. С. 1—48.

Тугаринов А. Я. Материалы к флоре Аткарского уезда Саратовской губернии // Тр. Саратовск. о-ва естествоисп. и любителей естествознания. Саратов, 1901. Т. 3. Вып. 1. С. 1—49.

Хмелев К. Ф. Анализ флоры болот Центрального Черноземья // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1976. № 9. С. 78—83.

Чопик В. И. Флора и технический прогресс // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 281—289.

Abbott J., Black R. Changes in species composition of floras on islets near Pearth, Western Australia // J. Biogeogr. 1980. N 4. P. 399—410.

Dick V. Changes in the flora and vegetation of the coastal dunes of Voorn (the Netherlands) in relation to environmental changes // Vegetatio. 1985. Vol. 61. N 1-3. P. 87—95.

Fischer W. Floren- und Vegetationswandel im Havelgebiet westlich von Werden (Bezirk Potsdam) mit besonderer Berücksichtigung des Zeitabschnittes von 1965 bis 1985 // Hercynia. 1987. Bd 24. H. 3. S. 345—349.

Herbich J. Projekt ochrony chwastow polnych // Acta Ul. Folia sozol. 1986. N 3. S. 199—203.

Hilbig W. Die Veränderung der Segetalflora im südlichen Teil der DDR // Hercynia. 1987. Bd 24. H. 3. S. 371—384.

Hilbig W., Jage H. Die Veränderungen der Ackerunkrautflora in der Dubner Heide (Bezirk Halle, DDR) wührend der letzten Jahrzehnte // Acta Bot. slov. 1984. A suppl. H. 1. S. 61—73.

Hjelmqwist H. Nagra anteckningar on forandringar i florani Nydala-trachten // Bot. Notiser. 1958. Bd 111. H. 3. S. 535—542.

Jager E. Veränderungen von Floren unter dem Einflus des Menschen // Biol. Rundsch. 1977. Bd 15. H. 5. S. 287—300.

Keller H., Hartmann J. Ausgestorbene, gefähdete und seltene Farn- und Blütenpflanzen in Kanton Aargau: Rote Liste Aargau // Aargau. Naturforsch. 1986. Bd 31. S. 189—215.

Kohler A., Zeller M., Zeltner G. Veränderungen von Flora und Vegetation im Fliesgewässersystem der Moosach (Münchener Ebene), 1970—1985 // Ber. Bayer Bot. Ges. 1987. Bd 58. S. 114—137.

Kuhn F. Frequenzveränderungen der Unkräutarten in Mahren, 1950—1987 // Wiss. Z. M. Luther-Univ. Math.-Naturwiss. R. 1987. Bd 36. H. 3. S. 69—70.

Lawalree A. L'appauvrissement de la flora Belge // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1971. Vol. 41. N 1. P. 167—197.

Moor D. Changes in the marsh and aquatic vascular flora of East Harbor State Park, Ottawa County, Ohio, since 1895 // Ohio. J. Sci. 1976. Vol. 76. N 2. P. 78—86.

Myers R., Henry R. Some changes that have occurred in the indigenous flora of two adjoining west-central Illinois counties (Hancock and McDonough) during the last 140 years // Trans. Ill. St. Acad. Sci. 1976. Vol. 96. N 1. P. 19—36.

Nowak K. Flora strefy podmiejsiej Warszawy (na pryzkladzie bylego powiatu pruszkowskiego) // Monogr. Bot. 1983. T. 64. S. 1—312.

O'Neill Sh. The flora of Cuttyhunk Islands, Massachusetts: with an analysis of vegetational changes over the past half century // Rhodora. 1981. Vol. 83. N 833. P. 25—58.

Otto H.-W. Veränderungen in der Segetalflora des Kreises Bischofswerda innerhalb der letzten 20 Jahre // Abh. Ber. Naturkund. Gorlitz. 1981. Bd 54. H. 7. S. 57—62.

Perring E., Hampton F., Classey E. The flora of a changing Britain. London, 1970. 157 p.

Petersen P. Changes of the vascular plant flora and vegetation in a protected Danish mire, Maglemose, 1913—1979 // Bot. Tidskr. 1980. Vol. 75. N 1. P. 77—88.

Pike R., Hodgdon A. Changes in flora of the Machias Seal Island // Rhodora. 1962. Vol. 64. N 760. P. 340—350.

Primavesi A. Changes in the flora of part of Leiostershir since 1884 // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1967. Vol. 6. N 4. P. 343—347.

Radulovic S. Antropogeni uticaj na sastav flora Ade Ciganlije // Glass. Sumar. fak. Univ. Beogradu. 1984. T. 63. S. 48—52.

Rau E. Veränderungen im Artenspektrum der Schadpflanzenflora // Ges. Pflanz. 1970. Bd 22. H. 9. S. 164—165.

Runge F. Weitere Änderungen der Flora des Naturschutzgebietes «Heiliges Meer» bei Hopsten // Natur und Heimat. 1967. Bd 27. H. 3. S. 129—135.

Runge F. Die Änderungen der Flora Westfalens in den letzten 125 Jahren // Natur- und Landschaftsk. Westfalen. 1977. Bd 13. H. 2. S. 53—64.

Sanders R., Stuessy T., Marticorena C. Recent changes in the flora of the Juan Fernandez Islands, Chile // Taxon. 1982. Vol. 31. N 2. P. 284—289.

Sukopp H. Dynamik und Konstanz in der Flora der Bundesrepublik Deutschland // Schrifteur. Vegetation. 1976. H. 10. S. 9—26.

Sudnik-Wojcikowska B. Dynamik der warschauer Flora in den letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. H. 1. S. 7—23.

Uotila P. Forluster och tillscotti Finlands karlvaxtflora // Svensk. bot. Tidskr. 1988. Vol. 82. N 6. P. 377—384.

Volker R., Smith S. Changes in the aquatic vascular flora of Lake East Okoboji in historic times // Proc. Iowa Acad. Sci. 1965. Vol. 72. P. 65—72.

Wade P., Beresford J., Blease D. Changes in the aquatic flora of Pull Wyke Bay and the grass holm area of Lake Windermere // Watsonia. 1981. Vol. 13. N 4. P. 324—325.

Warcholinska U. Rozmieszczenie niektirych ustepujacych chwastow polnych w srodkowej Polsce // Fragm. florist. geobot. 1986 (1987). S. 31—32.

Westhoff V. Die Verärmung der niderlandischen Gefässpflanzenflora in den letzten 50 jahren und ihre teilweise Erhaltung in Naturreservaten // Schrifteur. Vegetation. 1976. H. 10. S. 63—73.

Zimmermann-Pawlowsky A. Flora und Vegetation von Eiskirchen und ihre Veränderungen in den letzten 70 Jahren // Decheniana. 1985. Bd 138. S. 18—37.

Воронежский государственный
университет

Получено 19 IV 1993

SUMMARY

The tendencies of the anthropogenic transformation of the Pryvolzhskaya Hills flora during the last 100 years are considered. The shift of the systematic structures from boreal to arid floras is noted. It is found that the species growing in the wet and water-logged habitats as well as annuals are most vulnerable while the woody species are most resistant to anthropogenic pressure.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.663

Г. Б. Салахова, О. Г. Иванова, И. А. Чернов

К ЭМБРИОЛОГИИ *AMARANTHUS CRUENTUS* (*AMARANTHACEAE*)

G. B. SALAKHOVA, O. G. IVANOVA, I. A. TCHERNOV. ON THE EMBRYOLOGY OF *AMARANTHUS CRUENTUS* (*AMARANTHACEAE*)

Впервые проведено эмбриологическое исследование амаранта багряного. Установлено, что развитие мужских и женских эмбриональных структур проходит в основном нормально, однако часто наблюдается дегенерация пыльцы на 1- или 2-клеточной стадии. Оплодотворение происходит по премитотическому типу. В зародышевый мешок через 2-ю синергиду входит дополнительная пыльцевая трубка со спермиями.

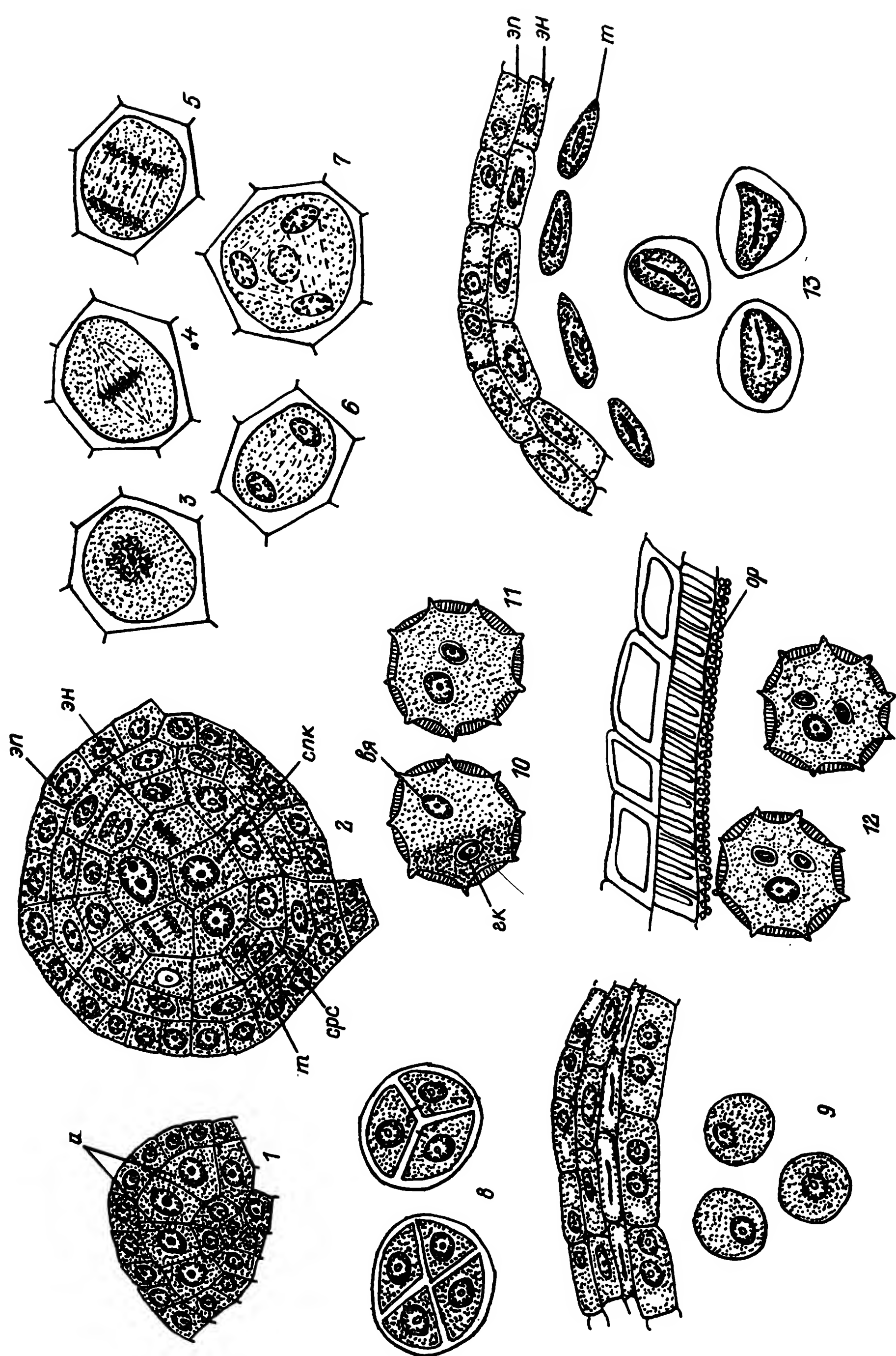
Амарант — новая перспективная культура для нашей страны. Семена и зеленая масса амаранта могут быть использованы для приготовления пищевых и кормовых продуктов, а также лекарственных препаратов. По содержанию белка, аминокислот, витаминов, биологически активных веществ, масла амарант превосходит традиционные культуры.

Сем. *Amaranthaceae* включает в себя 65 родов, около 900 видов (Тахтаджян, 1966). Эмбриология этого семейства мало изучена. Впервые эмбриологическую литературу, относящуюся к сем. *Amaranthaceae,* обобщил K. Schnarf (1929). В сводках G. Davis (1966) и В. А. Поддубной-Арнольди (1982) даны более обширные сведения об эмбриологии сем. *Amaranthaceae.* Г. И. Савина (1983) обобщила почти всю литературу, относящуюся к эмбриологии *Amaranthaceae.* По ее данным, из рода *Amaranthus* изучено всего 5 видов, а по *Amaranthus cruentus* L. эмбриологические данные в литературе отсутствуют. Цель данной работы — выявление особенностей развития эмбриологических процессов этого ценного растения.

Материал и методика

Амарант багряный *Amaranthus cruentus* L. — однолетнее, раздельнополое, однодомное растение. Стебель прямой, красноватый, бороздчатый, более 2 м выс. Корень стержневой, разветвленный. Листья длинночерешковые, продолговато-эллиптические. Соцветие — сложная метелка пурпурно-красноватого цвета, ее ветви колосовидные. Цветки мелкие с простым околоцветником из 5 ланцетных листочков, с 5 тычинками. Завязь одногнездная, плод — односемянная коробочка. В метельчатом соцветии цветки собраны в клубочки. Обычно 1 мужской цветок сидит в центре, вокруг него располагаются 6 и более женских цветков. Женские цветки формируются постепенно, когда происходит раскрывание мужских цветков, к оплодотворению готова только часть (2—3) женских цветков.

Материал для исследования *A. cruentus* собран на экспериментальном участке Ботанического сада Казанского университета (Высокогорский район ТССР) в 1989—1990 гг. Бутоны, цветки и плоды на разных стадиях развития фиксировали в смеси Чемберлена. Материал обрабатывали по общепринятой



а
1
эп
эн
слк
2
срс
т
3
4
5
6
7
8
9
вя
10
гк
11
12
ор
эп
эн
т
13

цитоэмбриологической методике. Срезы были 10—20 мкм толщ. Препараты окрашивали гематоксилином, по Деляфильду, в реактиве Шиффа с подкраской цитоплазмы лихтгрюном. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-3, зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-7.

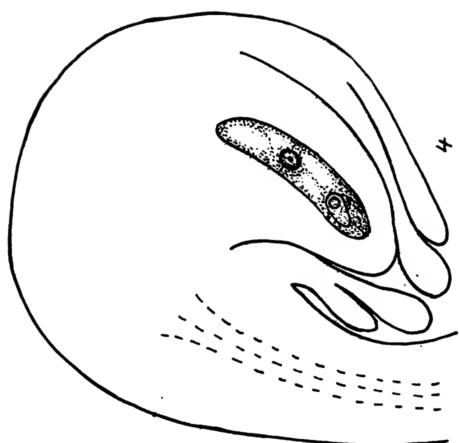
Результаты исследования

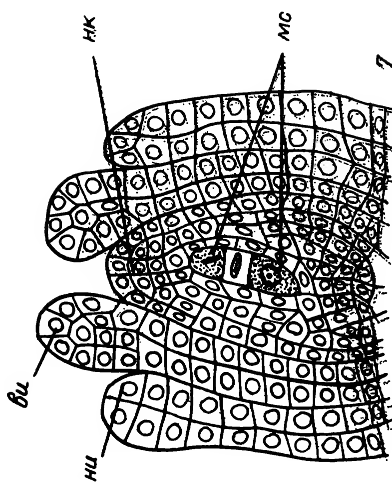
Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита. Мужской цветок у амаранта багряного состоит из 5 тычинок и 5 ланцетовидных листочков околоцветника. Пыльники 4-гнездные, стенка состоит из 4 слоев. Тычинка закладывается в виде бугорка и на ранних стадиях развития состоит из однородных меристематических клеток, окруженных эпидермисом. Далее под эпидермисом вычленяются археспориальные клетки с крупными ядрами (рис. 1, *1*). Клетки археспория делятся периклинально, в результате дают кнаружи париетальные клетки, а внутрь — спорогенные. Париетальные клетки делятся и дают внутрь пыльцевого гнезда клетки вторичного париетального слоя, а кнаружи — клетки эндотеция. В результате следующего периклинального деления вторичного париетального слоя образуются клетки среднего слоя и тапетума (рис. 1, *2*). Таким образом, формирование стенки пыльника происходит центростремительно, как и у других представителей сем. *Amaranthaceae* (Kajale, 1940; Поддубная-Арнольди, 1982), по типу однодольных (Батыгина и др., 1963). Сформированная стенка пыльника состоит из 4 слоев — эпидермиса, эндотеция, среднего и тапетума. Во время формирования стенки пыльника клетки эпидермиса значительно увеличиваются в размерах, и цитоплазма их сильно вакуолизируется уже на стадии микроспороцитов. На стадии 1-ядерной пыльцы цитоплазма в клетках эпидермиса располагается постенно. Клетки эпидермиса сохраняются до раскрывания пыльника, но к этому времени почти полностью лизируются их цитоплазма и ядра. Эндотеций — производное первичного париетального слоя. Клетки эндотеция имеют фиброзные утолщения, последние особенно хорошо выражены на стадии 3-клеточной пыльцы. Цитоплазма клеток фиброзного слоя вакуолизируется рано. Ядра клеток эндотеция по мере дифференциации принимают вытянутую форму и ко времени зрелой 3-клеточной пыльцы почти полностью дегенерируют. Средний слой — производное вторичного париетального слоя. Клетки среднего слоя в начале развития не отличаются от клеток эпидермиса и эндотеция. После окончания формирования стенки пыльника клетки среднего слоя начинают растягиваться, сильно уплощаться, их ядра вытягиваются. Уже на стадии тетрады микроспор средний слой почти полностью дегенерирует, но иногда наблюдаются остатки среднего слоя на стадии 1-ядерной микроспоры. Тапетум также является производным вторичного париетального слоя (рис. 1, *2*). Тапетум 1-слойный, сначала клетки его небольшие, затем во время мейоза в микроспороцитах увеличиваются в размерах. На ранних этапах развития они 1-ядерные, позднее становятся 2-ядерными. Внутренняя часть тапетума является производной меристематических клеток, непосредственно примыкающих со стороны связника к спорогенной ткани. В клетках тапетума образуются орбикулы, которые особенно хорошо видны на 2-клеточной стадии пыльцы. Клетки тапетума постепенно дегенерируют. Время их полного исчез-

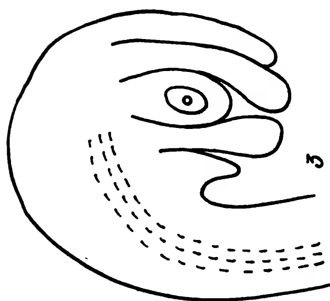
---

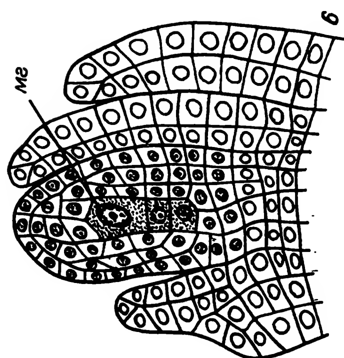
Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Amaranthus cruentus*.

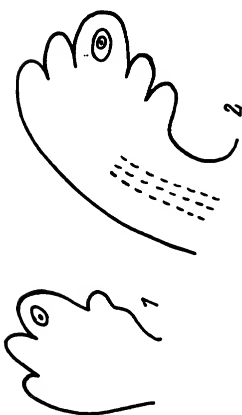
1, 2 — гнездо пыльника: *1* — с археспориальными клетками (археспориями), *2* — с делящимися спорогенными клетками и формирующейся стенкой; *3—7* — мейоз в микроспороцитах; *8* — тетрады микроспор; *9* — фрагмент пыльника с микроспорами; *10, 11* — 2-клеточные пыльцевые зерна; *12* — фрагмент пыльника с 3-клеточными пыльцевыми зернами; *13* — дегенерирующие пыльцевые зерна. *а* — археспорий, *вя* — вегетативное ядро, *гк* — генеративная клетка, *ор* — орбикулы, *спк* — спорогенные клетки, *срс* — средний слой, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидермис.

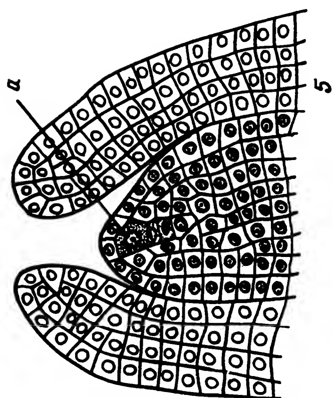

4


нк
мс
7
ви
ни


3


мг
6


1
2


а
5

новения варьирует от момента образования генеративной клетки в пыльцевом зерне до поздних стадий ее деления. Таким образом, тапетум у *A. cruentus* клеточный, секреторный, 1-слойный, с 2-ядерными клетками.

Спорогенная ткань является производной археспория. Спорогенные клетки крупные, имеют большие ядра, густую цитоплазму. Ядра с 1, редко с 2 ядрышками. Деление спорогенных клеток продолжается до окончательного формирования стенки пыльника, далее их ядра впадают в состояние покоя, и с этого момента спорогенные клетки становятся микроспороцитами. Микроспороциты из состояния покоя переходят к мейозу. В начале мейотического деления протоплазма материнских клеток микроспор отходит от клеточной стенки благодаря синтезирующейся каллозе.

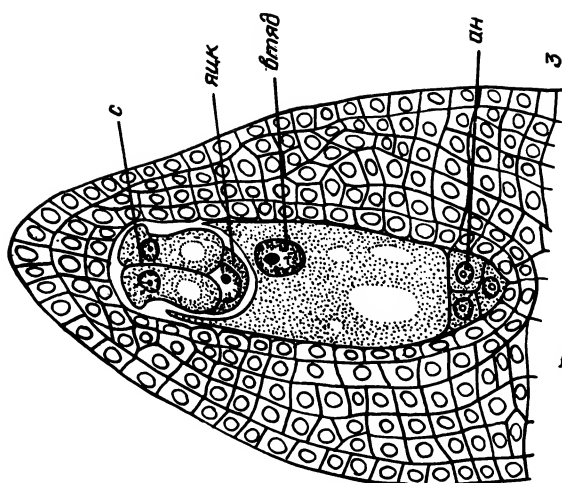
У *A. cruentus* мейоз в микроспороцитах протекает без особых нарушений (рис. 1, *3—7*). В пыльнике мейоз протекает синхронно. Образование микроспор происходит по симультанному типу, что характерно для сем. *Amaranthaceae* (Савина, 1983). Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое, иногда близкое к изобилатеральному (рис. 1, *8*). После разобщения из тетрад микроспоры приобретают округлую форму (рис. 1, *9*). Первоначально у микроспоры цитоплазма густая, без вакуолей, ядро располагается в центре. Затем образуется вакуоль и ядро смещается к оболочке, где и делится. В результате деления образуются 2 не равных по величине ядра: генеративное ядро овально-вытянутой формы и меньших размеров находится у стенки, более крупное вегетативное ядро — в центре пыльцевого зерна (рис. 1, *10*). Цитоплазма генеративной клетки отличается от цитоплазмы вегетативной более интенсивной окрашиваемостью. Вегетативное ядро растет, одновременно происходит усиленный синтез цитоплазмы вегетативной клетки, вакуоль постепенно исчезает. Далее в цитоплазме формируется большое число крахмальных зерен. Генеративная клетка также заметно растет и перемещается внутрь протопласта вегетативной клетки. Ядро генеративной клетки даже в состоянии покоя сильно хроматизировано и ярко окрашивается реактивом Шиффа (рис. 1, *11*). Деление генеративной клетки происходит в пыльцевом зерне и в пыльнике. Спермиогенез происходит синхронно во всех пыльцевых зернах одного пыльцевого гнезда. В пыльцевом зерне спермии располагаются около вегетативного ядра и имеют эллиптическую форму. Вокруг спермиев цитоплазма на световом уровне почти не просматривается, возможно, из-за большого количества крахмальных зерен (рис. 1, *12*). 3-клеточная пыльца многопоровая. В некоторых бутонах или отдельных пыльниках бутона наряду с нормально развитыми 3-клеточными пыльцевыми зернами очень часто наблюдаются дегенерировавшие зерна на 1-ядерной, в большинстве случаев на 2-клеточной стадии (рис. 1, *13*). Встречаются случаи, когда в пыльниках стерильная пыльца составляет 90—95%. Если же во всех пыльниках развивается нормально 3-клеточная пыльца, то стерильная пыльца в них составляет не более 1—2%.

Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита. В завязи у *A. cruentus* содержится 1 крассинуцеллятная семяпочка. Сразу после появления бугорка семяпочки начинается его дифференциация, первым дифференцируется нуцеллус. Во время развития семяпочка в результате одностороннего роста нуцеллуса и интегументов становится кампилотропной (рис. 2, *1—4*) (Савченко, 1973). Этот тип семяпочек описывал E. Woodcock (1931) у *A. caudatus* L. Нуцеллус семяпочки окружен 2 интегументами, каждый из которых состоит из 2 слоев клеток. Микропиле образуется только внутренним интегументом. Для сем. *Amaranthaceae* отмечено наличие 1 или более архе-

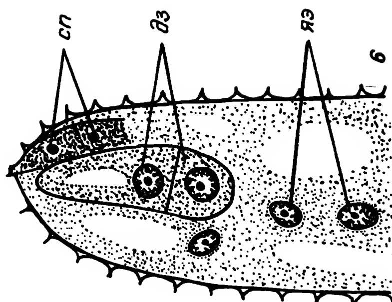
---

Рис. 2. Развитие семяпочки и мегаспорогенез у *Amaranthus cruentus*.

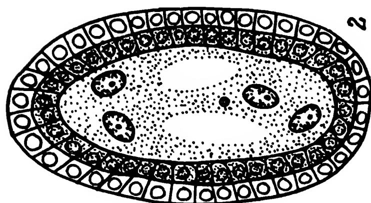
1—4 — динамика развития семяпочки; *5* — археспориальная клетка в нуцеллусе семяпочки; *6* — мегаспороцит в нуцеллусе; *7* — тетрада мегаспор. *а* — археспорий, *ви* — внутренний интегумент, *мг* — мегаспороцит, *мс* — мегаспора, *ни* — наружный интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок.



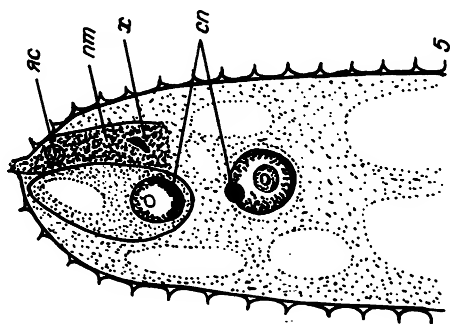
с
ящк
в.тяд
ан
3



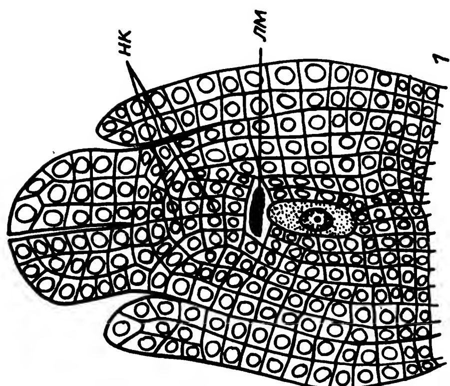
сп
дз
яэ
6



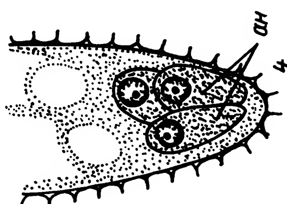
2



яс
пт
х
сп
5



нк
лм
1



ан
4

спориальных клеток (Поддубная-Арнольди, 1982). По нашим данным, у *A. cruentus* формируется только 1 археспориальная клетка (рис. 2, *5*). Последняя делится периклинально, образуя 2 клетки: одна из них париетальная, другая спорогенная. В дальнейшем 1-я делится, образуя кроющие клетки, а 2-я становится материнской клеткой мегаспор. Мегаспороцит перед делением разрастается в осевом направлении, ядро становится крупнее (рис. 2, *6*). Первое деление мейоза завершается образованием диады клеток. К этому времени образуются уже 2 слоя кроющих клеток. Далее халазальная клетка диады делится еще раз, а микропилярная клетка не делится, в результате образуются только 3 клетки. Халазальная мегаспора увеличивается, крупное ее ядро располагается в центре клетки. Протопласты клеток 2 микропилярных мегаспор сжимаются, ядра окрашиваются гомогенно, клетки начинают дегенерировать, причем первой дегенерирует сестринская клетка халазальной мегаспоры (рис. 2, *7*).

Зародышевый мешок у *A. cruentus* возникает, так же как у других представителей сем. *Amaranthaceae*, из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу (Романов, 1971). Халазальная мегаспора перед делением значительно увеличивается в размерах, при росте она сдавливает 2 дегенерирующие мегаспоры. На стадии 1-ядерного зародышевого мешка образуется нуцеллярный колпачок из нескольких слоев клеток (рис. 3, *1*). После первого деления ядра образуется 2-ядерный ценоцит. Сестринские ядра отходят друг от друга, между ними располагается большая вакуоль, а у каждого полюса в цитоплазме — ядра. После второго митотического деления ядер образуется 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 3, *2*). Через некоторое время ядра 4-ядерного зародышевого мешка снова делятся. На каждом полюсе располагается по 4 ядра и происходит формирование перегородок между ядрами, таким образом формируется 8-ядерный, 7-клеточный зародышевый мешок. Полярные ядра вначале лежат: одно в верхнем, другое — в нижнем конце центральной клетки, затем быстро перемещаются и очень рано сливаются, образуя вторичное ядро зародышевого мешка. Перед оплодотворением вторичное ядро располагается около яйцевого аппарата под яйцеклеткой (рис. 3, *3*). Зрелый зародышевый мешок состоит из 3 комплексов клеток, микропилярный комплекс — из яйцеклетки и 2 синергид. В центре большой вакуолизированной клетки располагается диплоидное вторичное ядро, а в халазальном конце — 3 антиподальные клетки. Во время созревания зародышевого мешка происходит увеличение семяпочки и объема зародышевого мешка. Яйцеклетка зрелого зародышевого мешка имеет крупное ядро, расположенное в апикальной части, и большую вакуоль, находящуюся в базальной части. Синергиды в верхней части имеют крючкообразные выросты и большую вакуоль, которая расположена в апикальной части, а в базальной части — ядро. Синергиды дегенерируют после оплодотворения. Расположение клеток антипод Т-образное, они содержат густозернистую цитоплазму и ядро. Антиподы дегенерируют рано, но иногда встречаются случаи, когда клетки антипод разрастаются, имеют густую цитоплазму и приобретают форму яйцевого аппарата (рис. 3, *4*).

Оплодотворение. У *A. cruentus* 3-клеточные пыльцевые зерна, попав на рыльце пестика, вскоре начинают прорастать. Пыльцевые трубки, достигнув завязи, направляются в микропиле; пройдя узкое микропиле, они доходят до синергид. Пыльцевая трубка входит в одну из синергид. Терминальный конец

Рис. 3. Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у *Amaranthus cruentus.*

1 — развитие зародышевого мешка из халазальной клетки тетрады; *2* — *4*-ядерный зародышевый мешок; *3* — зрелый зародышевый мешок; *4* — аномальность строения антипод; *5* — двойное оплодотворение; *6* — начальные стадии развития зародыша и эндосперма. *ан* — антиподы, *втяд* — вторичное ядро, *дз* — 2-клеточный зародыш, *лм* — лизирующие мегаспоры, *нк* — нуцеллярный колпачок, *пт* — пыльцевая трубка, *с* — синергиды, *сп* — спермии, *х* — Х-тела, *яс* — ядро синергиды, *яцк* — яйцеклетка, *яэ* — ядра эндосперма.

синергиды разрушается, и спермии с содержимым пыльцевой трубки попадают в щель — пространство между яйцевым аппаратом и центральной клеткой. В это время они ярко окрашиваются реактивом Шиффа, цитоплазма и ядрышки их на световом уровне не просматриваются. Оплодотворение происходит по премитотическому типу. После полного слияния с ядрами зародышевого мешка спермии переходят в состояние покоя, образуя ядрышко. Образование ядрышка спермия в ядре яйцеклетки наблюдается значительно позже. Однако встречаются случаи, когда ядро спермия сливается с ядрами яйцеклетки раньше, чем с ядром вторичного ядра (рис. 3, *5*), или ядра спермиев сливаются одновременно с 2 ядрами зародышевого мешка. После оплодотворения вторичное ядро отходит от яйцевого аппарата в центр клетки, увеличивается и переходит к делению. После оплодотворения в зародышевый мешок через 2-ю синергиду нередко проникают дополнительные пыльцевые трубки со спермиями. Однако слияние спермиев дополнительной пыльцевой трубки с клетками зародышевого мешка нами не наблюдалось. На рис. 3, *6* в зародышевом мешке видны 2-клеточный зародыш, многоядерный эндосперм и дополнительная пыльцевая трубка со спермиями. В литературе указано (Савина, 1983), что вегетативное ядро не входит в зародышевый мешок, а дегенерирует в пыльцевом зерне. Нами неоднократно наблюдалось вхождение вегетативного ядра в зародышевый мешок (рис. 3, *5*), мы обозначили эти ядра как Х-тела. При проращивании пыльцы in vitro также обнаружено движение вегетативного ядра в пыльцевой трубке. Таким образом, развитие мужских и женских эмбриональных структур, а также оплодотворение у *A. cruentus* в большинстве случаев проходят нормально, без каких-либо отклонений, что и является основой для получения полноценных семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 350 с.

Романов И. Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев, 1971. С. 72—113.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 104 с.

Савина Г. И. Семейство *Amaranthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых (*Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*). Л., 1983. С. 47—49.

Тахтаджян А. Л. Систематика и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 608 с.

Davis G. L. Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.—London—Sydney, 1966. 528 p.

Kajale L. B. A contribution to the embryology of the *Amaranthaceae* // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1940. Vol. 6. P. 577—625.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 417 S.

Woodcock E. F. Seed development in *Amaranthus caudatus* L. // Papers Mich. Acad. Sci. Arts a. lett. 1931. Vol. 15. P. 173—178.

Ботанический сад
Казанского университета

Получено 1 VI 1992

SUMMARY

The embryologic investigation of *Amaranthus cruentus* has been conducted for the first time. It is established that the development of the male and female embryonal structures proceeds mainly normally. However degeneration of pollen at the unicellular or bicellular stages is often observed. Fertilization follows the premitotic type. Supplementary pollen tube with sperm cells often enters the embryo sac through the second synergid.

УДК 581.44 : 631.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 2

Г. А. Козлечков

ЗАКОНОМЕРНОСТИ КУЩЕНИЯ У ЭГИЛОПСОВ И ПШЕНИЦ (*POACEAE*)

G. A. KOZLECHKOV. PATTERNS OF BRANCHING IN THE AEGILOPS AND WHEAT (*POACEAE*)

Приведены результаты исследований закономерностей ветвления главного и боковых побегов. Упорядоченное увеличение порядка побегов, числа побегов в каждом порядке у растений эгилопсов и дикорастущих пшениц во времени отражается численным треугольником Паскаля. Общая же сумма побегов с возрастом растения увеличивается в геометрической прогрессии. У культурных пшениц по сравнению с эгилопсами и дикорастущими пшеницами появление боковых побегов сдвинуто на 1 морфофазу, а общая сумма побегов возрастает в последовательности, близкой к арифметической прогрессии.

Растения эгилопсов и пшениц относятся к жизненной форме розеткообразующих однолетников и характеризуются прегенеративным интравагинальным ветвлением с образованием боковых побегов с укороченными междоузлиями в базальной зоне (Серебрякова, 1969). Онтогенетические, биологические, экологические и эволюционные аспекты ветвления злаков обстоятельно рассмотрены в монографии Т. И. Серебряковой (1971). Исследования же закономерностей ветвления во времени и их формализация весьма ограничены (Смелов, 1966; Рытова, 1967, 1969, 1971; Добрынин, 1969; Корона, Быстрых, 1978).

Цель настоящей работы — выявить связь между временем развертывания боковых побегов, увеличением их общего числа и изменением возраста главного побега.

Материал и методика исследований

Данная работа является некоторым итогом исследований ветвления двух родов растений. В ней использованы массовая информация о кущении культурных пшениц в экспериментальных и производственных посевах на предкавказских черноземах в условиях орошения, а также прижизненные наблюдения за ветвлением эгилопсов, дикорастущих, полукультурных и культурных пшениц при исследовании влияния уровней азотного питания на их морфологию и величину продуктивности в вегетационных опытах.

Объекты исследования: *Aegilops longissima* (Schweinf. et Muschl.) Eig. (K 191), *A. speltoides* Tausch. (K 1597), *A. tauschii* subsp. *strangulata* (Eig.) Tzvel. (K 109); *Triticum aestivum* L. (K 48762, 47875), *T. araraticum* Jakubz. (K 40120), *T. boeoticum* Boiss. (K 40118), *T. dicoccoides* (Koern. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. (K 5201, 26118), *T. durum* Desf. (K 31526, 41604), *T. kiharae* Dorof. et Migusch. (K 47897), *T. macha* Dekapr. et Menabde (K 28165), *T. monococcum* L. (K 14379, 29602), *T. timopheevii* Zhuk. (K 29566), *T. urartu* Thum. ex Gandiljan (K 363), *T. zhukovskji* Menabde et Ericzjan (K 43043).

В вегетационных опытах растения выращивали на площадке с пленочным покрытием в сосудах объемом 4.6 л на почвенно-песчаном (1 : 6) субстрате. Число растений в сосуде — от 3 до 8; дозы азота — от 0.015 до 0.40 на фонах по фосфору и калию от 0.10 до 0.20; размерность — 1 г на 1 кг субстрата. Влажность субстрата поддерживали на уровне 70% от предельной полевой влагоемкости. Кроме того, в течение трех сезонов растения выращивали зимой в теплице со стеклянным покрытием без дополнительного освещения. При этом озимые формы не яровизировали. Растения выращивали также на почвенных делянках весной и осенью в условиях орошения и естественного освещения. Размещение растений — через 10 см в строке и 10 см между

ТАБЛИЦА 1

Связь числа листьев главного побега мягкой пшеницы с максимальным числом боковых побегов 1-го порядка в фазу кущения

Число листьев главного побега	Число боковых побегов				
	0	1	2	3	4
	число растений				
3	2258	1314			
4	1825	3636	3903		
5	1025	1391	4233	957	
6	139	294	1691	3542	141

строками. Нечетные листья главных побегов начиная с 3-го по мере роста и развития растений этикетировали для точного определения морфофаз. Сущность морфофаз будет показана далее.

При исследовании принята следующая соподчиненность осей растения: главный побег — боковой побег 1-го порядка на главном побеге, боковой побег 2-го порядка на боковом побеге 1-го порядка и т. д. При появлении бокового побега фиксировали морфофазу побега главного или бокового, если побег развертывался на последнем.

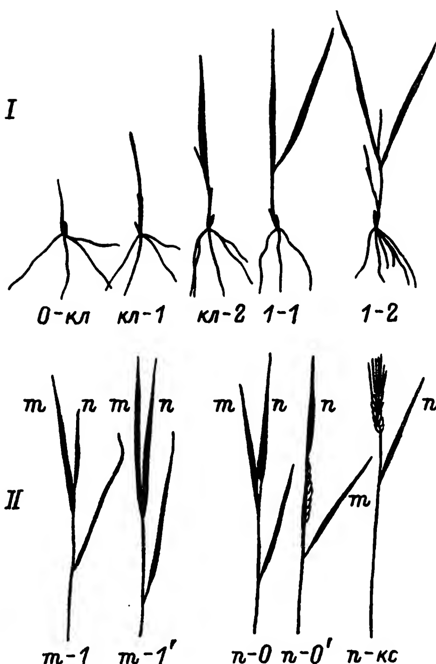
Общий системный подход к исследованию растения как сложной открытой динамической системы изложен в предыдущих публикациях (Козлечков, 1983, 1986; Козлечков и др., 1984). Методика исследования основана на концепции фитомера как структурно-функциональной единицы побега, побега как системы фитомеров и растения как системы побегов и корней.

Возрастное состояние растения можно связывать с числом его листьев. Действительно, растение с бо́льшим числом листьев на главном побеге воспринимается как старшее, поскольку для образования дополнительных листьев в одних и тех же условиях среды потребуется больше времени. Такой способ определения биологического возраста применялся в физиолого-морфологических (Чижов, 1949; Mitchel, 1953, цит. по: Рытова, 1967), биолого-морфологических (Смелов, 1966; Рытова, 1967, 1969, 1971; Добрынин, 1969) и агрохимических (Церлинг, 1978) работах. Этот метод не только удобен для прижизненных наблюдений, но и может быть использован для поиска связи возраста главного побега с показателями его ветвления на массовом материале отчужденных растений. Из табл. 1 следует, что максимальное число боковых побегов 1-го порядка (y), которые может сформировать главный побег, определяется возрастом главного побега (x), измеряемым по общему числу его листьев. Эта эмпирическая прямолинейная положительная связь имеет вид $y = x-2$ и хорошо коррелирует с общеизвестным в агрономии фактом: кущение у культурных пшениц начинается с появления 3-го листа главного побега. Действительно, время появления 1-го бокового побега может быть получено из математического выражения связи, в котором следует задать $x = 3$ (число листьев главного побега).

В вегетативный период, когда на конусе нарастания закладываются зачатки фитомеров, возраст побега может быть более точно измерен по числу пластохронов (Сабинин, 1963; Серебрякова, 1971). В этом случае он равен числу заложенных фитомеров, включая и уже сформированные. Однако препарирование главных побегов растений, выращенных в одних и тех же условиях, показало, что при одном и том же числе листьев пластохронный возраст побега различается на единицу. Различие на один пластохрон наблюдалось во всех возрастных группах (с 3, 4, 5, 6 листьями главного побега),

Рис. 1. Морфофазы побега мягкой пшеницы в начале вегетативного (*I*) и в конце репродуктивного (*II*) периодов.

кл — колеоптиль, *т* — предфлаговый лист, *п* — флаговый лист, *кс* — колос; цифры в левой и правой позициях — соответственно числа сформированных и еще растущих листьев; главный побег в морфофазе *1—2* уже имеет боковой колеоптильный побег в морфофазе *пл—1* (*пл* — предлист). М. 1 : 3.4 (верхний ряд растений) и 1 : 7.8 (нижний ряд растений).



что трудно было объяснить случайностью или неточностью метода определения. При более внимательном анализе выяснилось, что при одном и том же числе листьев главного побега больший на единицу пластохронный возраст имели те особи, у которых на главном побеге было больше сформированных листьев. Следовательно, при одном и том же числе листьев главного побега мы все-таки имеем дело с неоднородной по возрасту группой растений. Поэтому возникла необходимость различать возрастные состояния побега по числу его сформированных и еще растущих листьев. В отличие от фенофаз дискретные морфологические фазы побега, характеризующиеся числом его сформированных и растущих листьев, были названы **морфофазами** (Козлечков, Данилов, 1981). Фенофаза слагается из ряда конкретных морфофаз. При наблюдениях за растениями в существенно различных условиях среды установлено, что морфогенез главного побега происходит вследствие последовательной трансформации морфофаз начиная с прорастания зародыша: *0—кл*, *кл—1*, *кл—2*, *1—1*, *1—2*, *2—1*, *2—2*, *3—1*, *3—2...*, где *кл* — колеоптиль (для бокового побега это будет *пл* — предлист); цифры в левой и правой позициях — соответственно числа сформированных и еще растущих листьев (рис. 1). В приведенной последовательности нечетные морфофазы (*1—1*, *2—1...*) сменяются четными (*1—2*, *2—2*), когда за последним сформированным листом появляется 2-й растущий лист. У пшениц, эгилопсов, овса, ячменя, ржи одновременно растут максимум 2 листа. После завершения роста 1 из 2 таких листьев и перехода его в категорию сформированных четная морфофаза сменяется последующей нечетной (например, морфофаза *2—2* сменяется морфофазой *3—1*). Морфогенез боковых побегов воспроизводит последовательность морфогенеза главного побега. Это дает возможность объективно увязывать момент развертывания боковых побегов с возрастным состоянием побега главного. При таком подходе развертывание бокового побега в морфофазе *пл—1* из пазухи кроющего листа отмечается по морфофазе главного побега или побега бокового, если на последнем развертывается побег последующего порядка.

Результаты и обсуждение

Из многолетних наблюдений следует, что момент развертывания каждого очередного побега — функция общего возраста растения. Боковой побег может появиться не ранее того момента, когда главный побег достигнет необходимого для этого возраста.

У дикорастущих пшениц и эгилопсов время появления боковых побегов приурочено к нечетным морфофазам главного побега. 1-й боковой побег 1-го

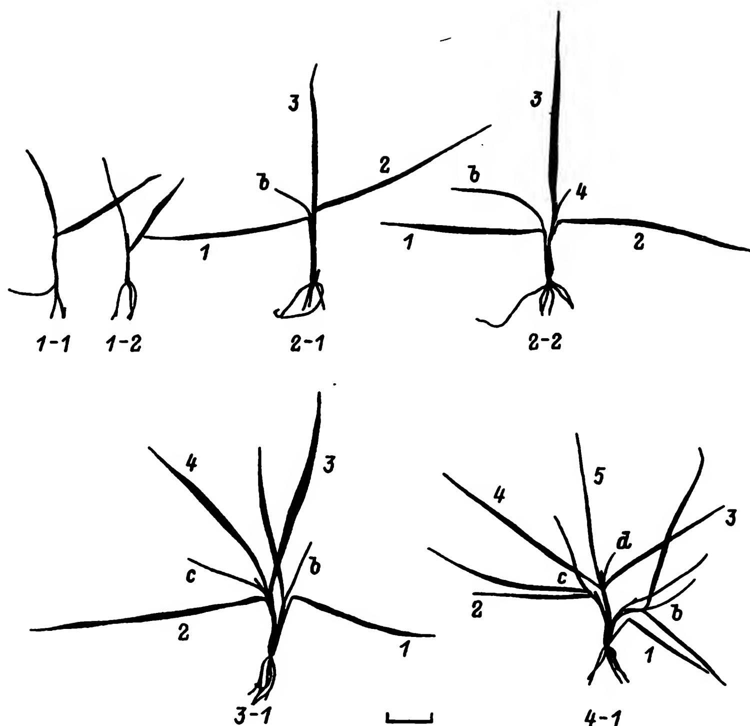


Рис. 2. Согласованный морфогенез главного и боковых побегов дикорастущей пшеницы в период кущения.

Появление очередных боковых побегов в морфофазе *пл—1* приурочено к нечетным (*2—1, 3—1, 4—1*) морфофазам главного побега. *1—5* — 1—5-й листья главного побега; *b, c, d* — соответственно 2-й, 3-й и 4-й боковые побеги 1-го порядка; 1-й (колеоптильный) побег отсутствует. Масштабная линейка — 3 см.



Рис. 3. Согласованный морфогенез главного и боковых побегов культурной пшеницы в период кущения.

Появление очередных боковых побегов в морфофазе *пл—1* приурочено к четным (*1—2, 2—2, 3—2*) морфофазам главного побега. *1—5* — 1—5-й листья главного побега; *a, b, c* — соответственно 1-й (колеоптильный), 2-й и 3-й боковые побеги 1-го порядка. М. 1 : 3.

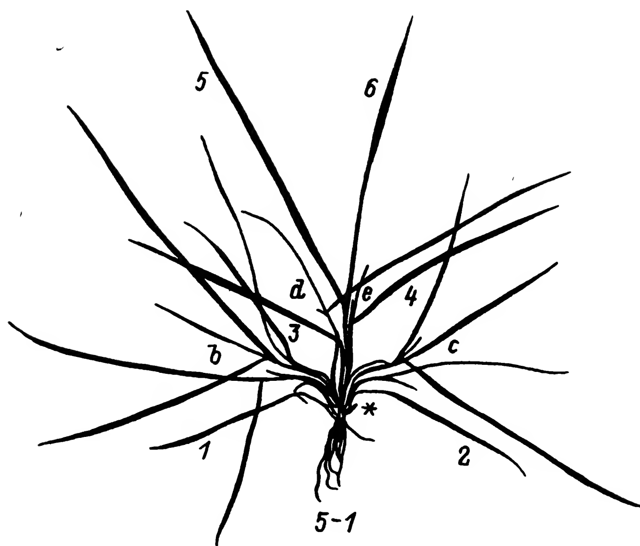


Рис. 4. Растения дикорастущей пшеницы в морфофазе главного побега *5—1*.

1—6 — 1—6-й листья главного побега; *b* — 2-й боковой побег в морфофазе *3—1* с боковыми побегами 2-го порядка в морфофазах *1—1* и *пл—1*; *с* — 3-й боковой побег в морфофазе *2—1* с боковыми побегами 2-го порядка в морфофазах *1—1* и *пл—1*; *d, е* — 4-й и 5-й боковые побеги 1-го порядка соответственно в морфофазах *1—1* и *пл—1*. Звездочкой отмечено местонахождение почки 1-го (колеоптильного) бокового побега. М. 1 : 2.1.

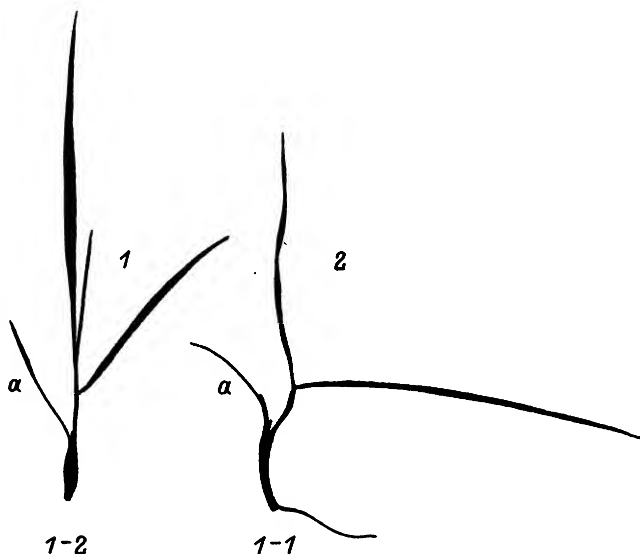


Рис. 5. Боковые побеги культурной (*1*) и дикорастущей (*2*) пшениц, воспроизводящие ветвление своих главных побегов.

Появление бокового побега последующего порядка (*а*) в морфофазе *пл—1* приурочено у культурной пшеницы к четной морфофазе *1—2*, а у дикорастущей — к нечетной морфофазе *1—1* «порождающего» побега.

порядка появляется в морфофазу главного побега *1—1*, 2-й — в морфофазу *2—1*, 3-й — в морфофазу *3—1* и т. д. (рис. 2). При препарировании выявлено, что у дикорастущих видов почка будущего 1-го бокового побега, состоящая из зачатка предлиста и 2 зачатков листьев, по неизвестным причинам приоста-

ТАБЛИЦА 2

Модель кущения растений культурных пшениц

Морфофазы главного побега	Боковые побеги 1-го порядка				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
	морфофазы боковых побегов				
1—1					
1—2	*пл—1*				
2—1	*пл—2*				
2—2	*1—1*	*пл—1*			
3—1	*1—2*	*пл—2*			
3—2	*2—1*	*1—1*	*пл—1*		
4—1	*2—2*	*1—2*	*пл—2*		
4—2	*3—1*	*2—1*	*1—1*	*пл—1*	
5—1	*3—2*	*2—2*	*1—2*	*пл—2*	
5—2	*4—1*	*3—1*	*2—1*	*1—1*	*пл—1*

Примечание. *пл* — предлист бокового побега.

ТАБЛИЦА 3

Модель кущения растений эгилопсов, дикорастущих и полукультурных пшениц

Морфофазы главного побега	Боковые побеги 1-го порядка				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
	морфофазы боковых побегов				
кл—2					
1—1	*пл—1*				
1—2	*пл—2*				
2—1	*1—1*	*пл—1*			
2—2	*1—2*	*пл—2*			
3—1	*2—1*	*1—1*	*пл—1*		
3—2	*2—2*	*1—2*	*пл—2*		
4—1	*3—1*	*2—1*	*1—1*	*пл—1*	
4—2	*3—2*	*2—2*	*1—2*	*пл—2*	
5—1	*4—1*	*3—1*	*2—1*	*1—1*	*пл—1*

Примечание. *кл* — колеоптиль главного побега, *пл* — предлист бокового побега.

навливает свое развитие. Поэтому первые (колеоптильные) побеги у этих видов формируются очень редко. Отсутствие первых побегов отмечается Н. Г. Рытовой (1967) у овсяницы красной.

У культурных пшениц 1-й боковой побег 1-го порядка появляется в морфофазу главного побега *1—2*, 2-й — в морфофазу *2—2*, 3-й — в морфофазу *3—2* и т. д. (рис. 3). Следовательно, у них время появления боковых побегов смещено на 1 морфофазу по сравнению с дикорастущими и приурочено к четным морфофазам главного побега.

По данным Рытовой (1967, 1971), 1-й боковой побег появляется из пазухи нижележащего кроющего листа тогда, когда завершит свой рост и отклонится от продольной оси побега листовая пластинка фитомера, которому принадлежит этот побег. Это происходит во время роста у главного побега его 3-го листа. Приведенный этим автором рисунок побега не оставляет сомнений в том, что это морфофаза *2—1*, в которую образуется 2-й боковой побег 1-го порядка. Из этого следует, что закономерность кущения у дикорастущих пшениц, эгилопсов и овсяницы является единой независимо от того, как она

ТАБЛИЦА 4

Связь изменения числа боковых побегов, общего числа побегов особи с возрастом у растений эгилопсов, дикорастущих и полукультурных пшениц в период кущения

Морфофазы главного побега	Число побегов растения (n)								
	главный побег	боковые побеги порядков							Σn
		1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	7-го	
кл—2	1								1
1—1	1	1							2
1—2	1	1							2
2—1	1	2	1						4
2—2	1	2	1						4
3—1	1	3	3	1					8
3—2	1	3	3	1					8
4—1	1	4	6	4	1				16
4—2	1	4	6	4	1				16
5—1	1	5	10	10	5	1			32
5—2	1	5	10	10	5	1			32
6—1	1	6	15	20	15	6	1		64
6—2	1	6	15	20	15	6	1		64
7—1	1	7	21	35	35	21	7	1	128

Примечание. *кл* — колеоптиль главного побега.

фиксируется — по морфофазам или по очередным растущим листьям главного побега.

Развернувшиеся боковые побеги продолжают формироваться в едином для всего растения ритме морфогенеза согласованно с возрастным состоянием главного побега, что наблюдается обычно в оптимальных условиях. Это позволяет показать кущение растения в виде модели (табл. 2, 3). В ней ход формирования боковых побегов отражен с момента их появления в морфофазе *пл—1*, когда листовая пластинка их 1-го листа показывается из предлиста (рис. 2—4).

При наблюдениях выявлено, что боковые побеги воспроизводят закономерность ветвления побега главного (рис. 5). Появление боковых побегов последующего порядка у культурных пшениц приурочено к четным (*1—2*, *2—2*, *3—2*...), а у дикорастущих видов — к нечетным (*1—1*, *2—1*, *3—1*...) морфофазам побега предшествующего порядка. Если развертывание побегов 1-го, 2-го и последующих порядков отмечать по единой шкале морфофаз главного побега, то появится возможность рассчитать число боковых побегов какого-либо порядка, а также их общую сумму для всего растения, включая и главный побег, в зависимости от морфофазы главного побега.

Допустим, что нам необходимо определить у дикорастущей пшеницы число порядков боковых побегов, число побегов каждого порядка и общую сумму побегов у особи, главный побег которой имеет морфофазу *4—1* (табл. 4). Число порядков связано с временем развертывания 1-го бокового побега на главном (в морфофазу главного побега *1—1*), 1-го побега 2-го порядка на 1-м побеге 1-го порядка (в морфофазу главного побега *2—1*), 1-го побега 3-го порядка на 1-м побеге 2-го порядка в морфофазу главного побега *3—1* и т. д. Как видно, в каждую нечетную морфофазу главного побега образуется 1-й побег очередного порядка, номер которого совпадает с числом сформированных листьев нечетной морфофазы главного побега. Следовательно, максимально возможное число порядков боковых побегов в морфофазу *4—1* главного побега будет равно 4. Боковых побегов 1-го порядка, порожденных главным побегом в морфофазы *1—1*, *2—1*, *3—1*, *4—1*, будет 4. Начиная с 1-го побега они к морфофазе *4—1* главного побега будут находиться соответственно в морфофазах *3—1*, *2—1*, *1—1* и *пл—1*. Поскольку боковой побег начинает порождать боковые побеги последующего порядка, достигнув морфофазы *1—1*, число боковых побегов 2-го порядка будет определяться только первыми 3 побегами 1-го порядка и их возрастом. К морфофазе *4—1* главного побега 1-й боковой побег породит 3 побега, 2-й — 2, 3-й — 1 побег 2-го порядка. Следовательно, всего их будет 6. Из них в морфофазе *1—1* и старше, т. е. в возрасте, позволяющем порождать побеги 3-го порядка, будут находиться только 3 побега: 1

побег — в морфофазе *2—1* на 1-м побеге 1-го порядка и 2 побега — в морфофазе *1—1* (каждый на 1-м и 2-м боковых побегах 1-го порядка). Из них побег в морфофазе *2—1* будет иметь максимально только 2 побега 3-го порядка, а побеги в морфофазе *1—1* — по 1. В итоге побегов 3-го порядка будет 4. Побегов 4-го порядка будет только 1. Таким образом, в порядке соподчинения осей число побегов начиная с главного у растения будет следующим: 1, 4, 6, 4, 1. Вся сумма побегов будет равна 16.

Проведенные определения чисел порядков и побегов в каждом порядке в каждую нечетную морфофазу главного побега показали, что у растения с увеличением возраста упорядоченно увеличивается число порядков и побегов в каждом порядке. Это упорядоченное увеличение может быть отображено численным треугольником Паскаля. В табл. 4 показано изменение числа побегов различных порядков и их общего числа, включая и главный побег, в зависимости от возраста растения в вегетативный период в виде 2 встроенных друг в друга численных треугольников Паскаля. «Встроенность» обусловлена тем, что в четные морфофазы главного побега развертывания боковых побегов не происходит и их число остается таким же, как в предыдущие нечетные морфофазы.

Алгоритм построения численного треугольника Паскаля не требует сложных вычислений. В применении к растению он таков: число побегов n-го порядка (например, $n = 4$) в определяемую нечетную морфофазу *6—1* главного побега равно числу побегов этого же порядка и числу побегов предшествующего порядка ($n = 3$) в предшествующую нечетную морфофазу *5—1*. В итоге получаем $x = 5 + 10$. С возрастом общая сумма побегов растения увеличивается в геометрической прогрессии.

Результаты определения изменения с возрастом у растений культурных пшениц числа боковых побегов различных порядков приведены в табл. 5. Из этих данных следует, что увеличение числа побегов какого-либо порядка с возрастом растения происходит упорядоченно. Например, возрастающий ряд чисел побегов 3-го порядка выглядит следующим образом: 1, 4, 10, 20, 35. Эта последовательность одинакова как для дикорастущих, так и для культурных видов. Существенное различие наблюдается во времени развертывания боковых побегов каждого очередного порядка. Оно происходит с запаздыванием по сравнению с таковым у дикорастущих видов, но упорядоченно, а именно 1-й боковой побег 1-го порядка рождается позже на 1 морфофазу (в *1—2* вместо

ТАБЛИЦА 5

Связь изменения числа боковых побегов, общего числа побегов особи с возрастом у растений культурных пшениц в период кущения

Морфофазы главного побега	Число побегов растения (n)							
	главный побег	боковые побеги порядков						Σ_n
		1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	
1—1	1	0						1
1—2	1	1						2
2—1	1	1						2
2—2	1	2						3
3—1	1	2	1					4
3—2	1	3	1					5
4—1	1	3	3					7
4—2	1	4	3	1				9
5—1	1	4	6	1				12
5—2	1	5	6	4				16
6—1	1	5	10	4	1			21
6—2	1	6	10	10	1			28
7—1	1	6	15	10	5			37
7—2	1	7	15	20	5	1		49
8—1	1	7	21	20	15	1		65
8—2	1	8	21	35	15	6		86
9—1	1	8	28	35	35	6	1	114

1—1), 2-го порядка — на 2 (в *3—1* вместо *2—1*), 3-го порядка — на 3 морфофазы (в *4—2* вместо *3—1*) и т. д. В результате появление боковых побегов нечетных порядков (1-го, 3-го, 5-го) оказывается приуроченным к четным морфофазам главного побега (соответственно к морфофазам *1—2*, *4—2*, *7—2*), а четных порядков — к нечетным. Можно отметить также существенную связь между появлением бокового побега конкретного порядка и увеличением их общего числа: если появление происходит в четную (или нечетную) морфофазу главного побега, то увеличение общего числа побегов данного порядка происходит в последующие одноименные четные (или нечетные) морфофазы главного побега. Например, 1-й боковой побег 3-го порядка появляется в четную морфофазу главного побега *4—2* и далее увеличение их общего числа (в последовательности 4, 10, 20, 35) происходит в четные же морфофазы *5—2*, *6—2*, *7—2*, *8—2*. В результате упорядоченности процессов побегообразования для определения общего числа побегов какого-либо порядка в моменты их увеличения можно вновь использовать алгоритм построения численного треугольника Паскаля.

Например, число побегов 3-го порядка (1-й побег этого порядка появился в морфофазу *4—2*, а увеличение их числа происходит в последующие четные морфофазы) в морфофазу *6—2* будет равно числу побегов этого же порядка и числу побегов предшествующего порядка в предшествующую же морфофазу *5—2* главного побега. В результате получаем $x = 4 + 6 = 10$.

Из-за смещения времени развертывания боковых побегов у культурных пшениц общее число побегов растения с его возрастом увеличивается, но не в геометрической прогрессии. Возрастающая последовательность сумм побегов ближе к прогрессии арифметической. Поэтому растение дикорастущей пшеницы начиная с морфофазы *2—1* имеет в 2 раза и более больше боковых побегов, чем растение пшеницы культурной того же возраста. Причем с возрастом это различие все более увеличивается.

Для реализации упорядоченного хода морфогенеза главного и боковых побегов в процессе кущения необходимо соблюдать ряд условий. Первое условие: фитомер в норме должен иметь только 1 почку; 2 одинаково развитые почки должны встречаться как очень редкое исключение. В этом случае из пазухи кроющего листа одновременно должны появиться 2 боковых побега-близнеца. Логически можно допустить наличие у фитомера хотя и ограниченного, но все же произвольного числа почек различной степени сформированности. Тогда каждая из них достигала бы состояния зрелости и затем прорастала при различном возрасте побега. Второе условие связано с емкостью почек. Емкость закрытых почек у фитомеров к моменту их прорастания должна быть константной или изменяться, но упорядоченно. Ранее нами было установлено (Козлечков, Данилов, 1984), что емкость закрытых почек у 1-го и последующих фитомеров побега культурной пшеницы действительно изменяется упорядоченно: у каждого последующего фитомера емкость почки возрастает на единицу по сравнению с емкостью почки фитомера предыдущего. Третье условие связано с временем начала закладки зачатка будущего побега на фитомере. Показано (Козлечков, 1982; Рытова, 1982), что ось бокового побега в фитомере закладывается не ранее того момента, когда фитомер приобретет капюшонообразную форму (рис. 6). Последующая дифференциация оси на зачаток предлиста и на собственно точку роста бокового побега происходит тогда, когда фитомер приобретет колпачкообразную структуру. Далее зачаток фитомера дифференцируется на будущую листовую пластинку и на листовое влагалище, а в основании точки роста бокового побега закладывается зачаток его 1-го фитомера. После такой дифференциации фитомер получает возможность поэтапного последовательного роста листовой пластинки и влагалища. Точка роста и зачаток предлиста будущего бокового побега уже содержатся у 1-го фитомера в составе зародыша зрелой зерновки, имеющего колпачко-

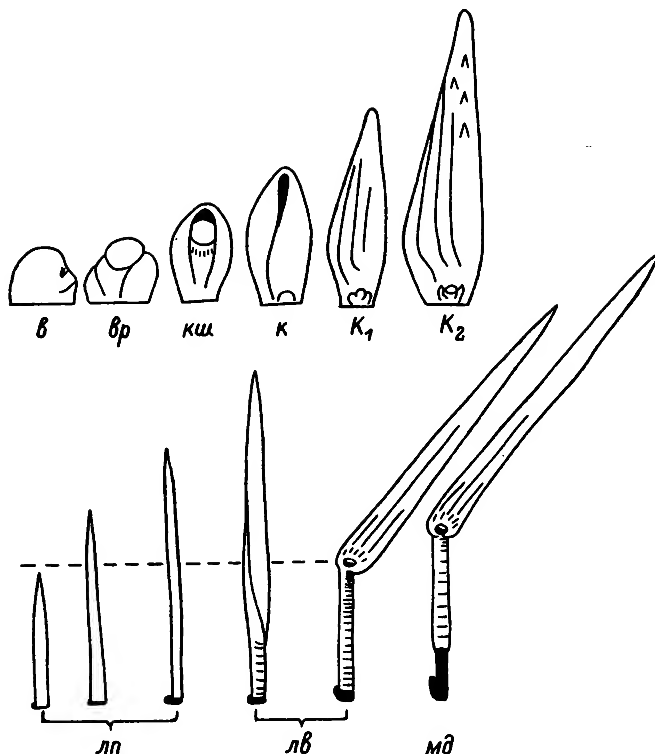


Рис. 6. Преобразование структур фитомера пшеницы и последующие этапы роста его листовой пластинки (*лп*), листового влагалища (*лв*) и междоузлия (*мд*).

в — валик, *вр* — воротничок, *к* — колпачок, *кш* — капюшон. Ось бокового побега впервые закладывается в основании зачатка фитомера, когда он достигнет формы капюшона с узкой щелью. Дальнейшая дифференциация оси на собственно точку роста побега и зачаток предлиста (K_1), а затем и 1-го зачатка фитомера (K_2) происходит у колпачкообразных структур.

образную форму (K_1), а у 2-го и 3-го фитомеров они возникают в морфофазы *0—кл* и *кл—1* (табл. 6). У 4-го и последующих фитомеров точка роста и зачаток предлиста появляются через 1 морфофазу, а именно в морфофазы *1—1*, *2—1*, *3—1*. Как видим, здесь наблюдается упорядоченность. Четвертым и наиболее важным условием представляется необходимость единого пространственно-временно́го ритма морфогенеза главного и боковых побегов. В случае формирования боковых побегов с произвольной скоростью согласование процессов морфогенеза и сама закономерность кущения оказались бы невозможными. Такое согласование начинается с момента закладки оси бокового побега в основании фитомера и далее выражается в том, что в вегетативный период за каждую морфофазу на конусе нарастания будущего бокового побега закладывается по 1 зачатку фитомера, а все ранее заложенные переходят в свои очередные структуры (Козлечков, Данилов, 1984). После прорастания почки бокового побега согласованный ход его морфогенеза с морфогенезом главного побега можно наблюдать уже по морфофазам, не прибегая к препарированию.

Учитывая строгую последовательность морфогенетических процессов, возникновение последующих морфологических структур на базе предыдущих, можно думать, что в основе природы закономерности кущения заложен принцип минимума: ось будущего бокового побега закладывается на фитомере не ранее того момента, когда его зачаток приобретет капюшонообразную форму, и далее ось бокового побега дифференцируется на собственно точку роста и на

ТАБЛИЦА 6

Модель морфогенеза главного побега культурной пшеницы в вегетативный период

Морфофазы побега	Фитомеры побега								
	кл	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
		форма фитомеров и последующие этапы роста их листовых пластинок (*лп*) и листовых влагалищ (*лв*)							
0—0	*к*	K_1	*кш*	*вр*					
0—кл	*кл*	*лп*	K_1	*кш*	*в*				
кл—1		*лп лв*	*лп*	K_1	*вр*	*в*			
кл—2		*лв*	*лп*	K_2	*кш*	*вр*	*в*		
1—1		*лв*	*лп лв*	*лп*	K_1	*вр*	*вр*	*в*	
1—2			*лв*	*лп*	K_2	*кш*	*вр*	*вр*	*в*
2—1			*лв*	*лп лв*	*лп*	K_1	*кш*	*вр*	*вр*
2—2				*лв*	*лп*	K_2	*кш*	*вр*	*вр*
3—1				*лв*	*лп лв*	*лп*	K_1	*кш*	*вр*
3—2					*лв*	*лп*	K_2	*кш*	*вр*

Примечание. Морфофаза *0—0* отражает формы зачатков колеоптиля и первых 3 фитомеров покоящегося зародыша зрелой зерновки; *кл—1* ... *3—2* — морфофазы побега, где *кл* — колеоптиль; цифры в левой и правой позициях — соответственно числа окончивших рост и еще растущих листьев. Форма фитомеров: *в* — валикообразная, *вр* — воротничкообразная, *кш* — капюшонообразная, *к* — колпачкообразная.

зачаток предлиста лишь после того, как фитомер из капюшонообразной структуры трансформируется в структуру колпачкообразную; почка получает возможность прорастания после того, как станет закрытой и с необходимым числом зачатков; далее, сам побег в морфофазе *пл—1* появляется из пазухи кроющего листа тогда, когда главный побег или побег боковой, если на нем развертываются побеги последующего порядка, достигнет необходимого для этого минимального возраста.

Выводы

1. Кущение культурных и дикорастущих пшениц и эгилопсов подчиняется закономерности, основанной на упорядоченности во времени заложения осей будущих боковых побегов на фитомерах и их дальнейших дифференциации и морфогенезе в едином ритме для всего растения. Каждый очередной побег появляется в своей морфофазе *пл—1* из колеоптиля или пазухи кроющего листа главного побега не ранее того момента, когда главный побег достигнет необходимого для этого минимального возраста. У дикорастущих пшениц и эгилопсов эта упорядоченная во времени связь такова: 1-й боковой побег появляется из-под колеоптиля главного побега, когда последний достигнет морфофазы *1—1*; 2-й побег появляется из пазухи кроющего листа не ранее морфофазы *2—1*; 3-й побег — не ранее морфофазы *3—1* главного побега и т. д. У культурных пшениц появление боковых побегов смещено на 1 морфофазу и приурочено соответственно к морфофазам *1—2*, *2—2*, *3—2* и т. д. главного побега. Это упорядоченное смещение во времени является производным от закономерности кущения дикорастущих видов.

2. Кущение боковых побегов следует той же закономерности, что и кущение главного побега.

3. С возрастом растения происходит упорядоченное увеличение числа порядков боковых побегов, числа побегов в каждом порядке и их общего числа, включая и главный побег. Это увеличение у дикорастущих пшениц и

эгилопсов отображается численным треугольником Паскаля. Изменение общего числа побегов растения происходит в геометрической прогрессии. У культурных пшениц упорядоченное изменение числа побегов одного и того же порядка во времени однотипно с изменением их у дикорастущих видов. Однако общее число побегов различных порядков возрастает во времени вдвое медленнее. При этом возрастающая последовательность общего числа побегов растения существенно ближе к прогрессии арифметической, чем к геометрической.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Добрынин Г. М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л., 1969. 275 с.

Козлечков Г. А. Пространственно-временные закономерности морфогенеза побега пшеницы, ржи, тритикале, овса и ячменя как системы фитомеров // Изв. СКВНЦ Высшей школы. Естеств. науки. 1982. № 3. С. 89—91.

Козлечков Г. А. Основные положения методики исследования морфогенеза злакового растения как системы фитомеров // Режимы орошения и способы полива с.-хоз. культур на северном Кавказе. Новочеркасск, 1983. С. 29—35.

Козлечков Г. А. Системный подход к исследованию закономерностей морфогенеза злаковых растений // Вест. с.-хоз. науки. 1986. № 11. С. 64—70.

Козлечков Г. А., Данилов А. М. Морфофазы как элементарные акты морфогенеза культурных злаков // Высокоинтенсивное использование орошаемых земель. Новочеркасск, 1981. С. 15—20.

Козлечков Г. А., Данилов А. М. Биолого-морфологические закономерности кущения хлебных злаков // Изв. СКВНЦ Высшей школы. Естеств. науки. 1984. № 2. С. 6—10.

Козлечков Г. А., Данилов А. М., Тимофеенко Г. Ф., Щипилов В. М. Методические указания по исследованию закономерностей формообразования основных элементов продуктивности культурных злаков и их возможному использованию в практических и теоретических целях. Деп. во ВНИИТЭИСХ. Новочеркасск, 1984. № 307-84. 154 с.

Корона В. В., Быстрых Л. В. Формирование куста *Festuca rubra* L. (*Poaceae*) как процесс роста клеточного автомата // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1199—1201.

Рытова Н. Г. Рост листьев, вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* L. в год посева // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 8. С. 1097—1110.

Рытова Н. Г. Морфогенез вегетативных органов и семенная продуктивность овсяницы красной *Festuca rubra* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 19 с.

Рытова Н. Г. Формирование свободно размещенных растений луговых злаков // С.-хоз. биол. 1971. Т. 6. № 4. С. 532—538.

Рытова Н. Г. Способ заложения боковой почки у злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия (двуосный метамер как структурная единица тела растения злаков) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 913—924.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 195 с.

Серебрякова Т. И. Ветвление и кущение в семействе *Poaceae* // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 6. С. 858—871.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 358 с.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., 1966. 366 с.

Церлинг В. В. Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. М., 1978. 215 с.

Чижов Б. А. Определение фаз развития зачаточного колоса у яровой пшеницы по появлению листьев // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. 1949. Т. 6. Вып. 2. С. 123—128.

Донской зональный НИИСХ НПО «Дон»
Пос. Рассвет, Ростовская обл.

Получено 28 IX 1993

SUMMARY

The formation of the shoot system in aegilopses and wheat has been investigated. After germination the growth of the shoot is reflected by irreversible naturally determined sequence of its morphophases; *0—cl*, *cl—1*, *cl—2*, *1—1*, *1—2*, *2—1*, *2—2*, *3—1*, *3—2*... (where cl

is the coleoptile and the figures in the left position are the number of leaves fully expanded, whereas the figures in the right are the number of leaves which still grow). The time of initiation of the lateral shoot is the function of the age of its parental shoot. In wild wheats and aegilopses the moment of initiation of the next lateral shoot is confined to the odd morphophases of the lateral shoot proceeds according to the patterns of branching of the main shoot. The regular increase of the number of orders of shoots and the number of shoots in each order-associated with the increasing number of odd morphophases of the main shoot is reflected by algorythm of the numeric Pascal's triangle. In cultivated wheats the moment of the initiation of the lateral shoot is confined to the even morphophases of its parental shoot (*1—2*, *2—2*, *3—2* and so on). This type of branching is the derivative of branching type in wild species.

УДК 58.006 : 502.969 (470.22)

А. М. Барсегян, И. Г. Аревшатян, Ж. А. Акопян, П. П. Гамбарян, А. Н. Зироян [1]

РОЛЬ КОЛЛЕКЦИИ ЖИВЫХ РАСТЕНИЙ «УЧАСТКА ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ АРМЕНИИ» (БОТАНИЧЕСКИЙ САД ЕРЕВАНА) В СОХРАНЕНИИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ВИДОВ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

A. M. BARSEGIAN, I. G. AREVSCHATIAN, J. A. AKOPIAN, P. P. HAMBARIAN, A. N. ZIROJAN. THE ROLE OF THE EREVAN BOTANICAL GARDEN'S LIVING PLANT COLLECTION (SECTION «FLORA AND VEGETATION OF ARMENIA») IN THE CONSERVATION OF THE ENDANGERED PLANT SPECIES AND COMMUNITIES

Приведены данные о принципах, методах, этапах и целях культивирования представителей аборигенной флоры на «Участке флоры и растительности Армении», существующем в Ботаническом саду Еревана с 1937 г. Рассмотрена роль ботанических садов в охране редких и исчезающих видов и растительных сообществ.

Республику Армению по праву можно считать ботаническим музеем под открытым небом. На территории в 29.8 тыс. км^2 представлены почти все характерные типы растительности Передней Азии. В Армении, занимающей 5% территории Кавказа и 0.13% территории бывшего СССР, произрастает около 3200 видов сосудистых растений из приблизительно 6000 встречающихся на Кавказе и 21 119 — в СССР (Гроссгейм, 1949; Черепанов, 1981).

Армения расположена на стыке двух подцарств Голарктического царства флоры — Бореального и Древнесредиземноморского, двух провинций — Армено-Иранской и Кавказской (Тахтаджян, 1978). Внутри Армено-Иранской провинции по территории Армении проходит граница между двумя ее подпровинциями — Атропатенской и Армянской. Это и обусловливает развитие богатых, разнообразных и гетерогенных флоры и растительности. Из Армении описано около 400 видов растений, около 120 из которых узкоэндемичные.

Растительные формации Армении являются хранилищем генофонда многих ценных и интересных видов во всем их популяционном разнообразии, имеющих важное значение для самых разных аспектов жизни человека — от чисто практического до познавательного и эстетического.

---

[1] Авторы посвящают эту статью светлой памяти Арутюна Карапетовича Магакьяна, Агаси Асатуровича Ахвердова, Нины Васильевны Мирзоевой, которые внесли большой вклад в создание Ереванского ботанического сада, в тяжелые военные годы берегли его и всю свою жизнь посвятили участку, о котором идет речь в статье.

Однако в последние десятилетия растительность Армении испытывает все увеличивающееся прямое или косвенное влияние человека. В связи с быстрым ростом населения расширяются площади сельскохозяйственных угодий. Из-за усиливающейся хозяйственной деятельности человека сокращаются территории лесов, болот, солончаков, степей и полупустынь. Общая площадь одних только освоенных болот в Армении превышает 20 тыс. га (Барсегян, 1990), пустынь и полупустынь — 100 тыс. га (Манасерян, 1987), степей — 80 тыс. га (Файвуш, 1992).

В результате мелиоративных работ уничтожаются не только отдельные виды, но и целые ассоциации и формации. Под угрозой полного уничтожения находится болотная, псаммофитная, галофитная растительность, составляющая примерно 25% флоры Армении.

При анализе состояния охраняемых ботанических объектов выявлена следующая картина. Всего в Армении 4 заповедника (Хосровский, Дилижанский, Шикахохский и Эребунийский), Национальный парк Севана и 10 заказников. Общая площадь заповедников 70 тыс. га (2.5% всей территории Армении). Заповедниками и заказниками охватываются в основном лесные или близкие к ним формации. Почти полностью выпали из поля зрения работников охраны природы интересные по происхождению горные степи, субальпийские и альпийские луга, площади которых составляют более 1 млн га. Практически отсутствуют заповедники и заказники, обеспечивающие охрану таких характерных для Армении растительных типов, как фригана, томилляры, гаммада, засоленные болота и др.

Большой флористический и ценотический урон растительности северо-западных районов нанесло катастрофическое землетрясение 1988 г. Уничтожены горные степи и лугостепи в окрестностях Спитака, Налбанда, Гюмри (Ленинакана), Ширака, заполнены строительным мусором ущелья Чаркзидзор, Ванадзор, образовались сотни тысяч гектаров пустырей и т. д. Отрицательное влияние на флору и растительность Армении оказали также массовые рубки лесов и защитных лесонасаждений в 1991—1993 гг. в связи с энергетическим кризисом и приватизацией земель.

В результате нарастающего антропогенного воздействия многие растительные сообщества (джузгуновая, ахиллейная, каперцевая и перитрумовая полупустыни) и виды растений (селитрянка, поташник, сарсазан и др.), недавно встречавшиеся в изобилии, стали редкими и могут совсем исчезнуть с территории республики.

Сельскохозяйственная техника проникает высоко в горы, распахиваются малоисследованные подушечные горные степи, где произрастают многие представители диких сородичей культурных растений — пшеницы, ржи, ячменя, вики, лука, люцерны, клевера, шпината, свеклы. Ведь известно, что Армения является одним из очагов происхождения ряда культурных растений (Вавилов, 1926; Троицкий, 1932; Жуковский, 1950; Синская, 1969; Гандилян, 1980).

Как показала экспертиза состояния редких и исчезающих видов и растительных сообществ Армении, за последние десятилетия произошли значительные изменения гено- и ценофонда флоры Армении. На грани исчезновения находятся 387 видов (что составляет 12% флоры) и 36 растительных формаций (Красная..., 1989). Сеть охраняемых территорий не в состоянии выполнить задачу сохранения всего разнообразия флоры и растительности Армении. Неоднократно ставился вопрос об организации новых заповедников и заказников, однако ограниченный земельный фонд не позволяет этого сделать (на душу населения в Армении приходится земли в 6.7 раза меньше, чем в среднем по СНГ).

За последние 50 лет для сохранения редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и растительных сообществ Армении неоценимо большую роль сыграл и играет Республиканский ботанический сад. Для ряда

редких видов культивирование в Ботаническом саду является единственной возможностью их спасения.

Идея создания коллекции живых растений в Ереванском ботаническом саду принадлежит проф. А. К. Магакьяну, который одним из первых в СССР в 1937 г. на специально отведенном участке (16 га) во вновь организованном Ботаническом саду начал создавать коллекцию дикорастущих видов флоры Армении. В 1954 г. благодаря стараниям неутомимых исследователей флоры и растительности Закавказья А. А. Ахвердова и Н. В. Мирзоевой на основе уже имеющихся в Ботаническом саду 700 видов было начато оформление «Участка флоры и растительности Армении». Впоследствии живая коллекция флоры Армении была ими увеличена до 1000 видов, что составляло почти треть флористического фонда республики. В экспозициях представлены как широко распространенные, так и интересные в ботанико-географическом отношении и редкие виды и растительные группировки. Были воссозданы следующие флороценотипы: гаммада (гипсофильная флора), третичные гипсоносные красные глины (эфемеро-галантиевая флора), песчаная пустыня (псаммофильная флора), солянковая и солончаковая пустыня (галофильная флора), полынная, пиретрумовая и каперцевая полупустыни, ксерофильные редколесья (арчевники и шибляк), широколиственные и хвойные леса, горные степи, нагорноксерофитная растительность (фригана, томилляры), альпийские и субальпийские луга, флора скал, осыпей и россыпей. На каменистых горках представлены редкие и реликтовые папоротники и суккуленты. Для водно-болотной флоры специально построен водоем.

Живая коллекция флоры Армении помимо природоохранных целей предоставляет идеальные возможности для изучения биологии, морфологии, экологии, систематики растений и т. д., особенно для изучения биологии размножения видов, семенной продуктивности, способов вегетативного размножения и распространения семян. На основе полученных данных при изучении видов в онтогенезе разрабатываются рекомендации по культивированию редких и исчезающих видов в ботанических садах, их сохранению, ускоренному размножению, охране и реинтродукции в природу.

С первых лет существования «Участка флоры и растительности Армении» вместе с работой по обогащению его коллекции ведется документация на пересаженные из природы растения, составляются списки растений по отдельным куртинам и по участку в целом, в которых отражена вся динамика развития коллекции со времени становления до наших дней.

Созданы альбом фотографий экспозиций участка, отдельных его секторов и большей части видов выращиваемых растений, альбом акварельных рисунков особо редких видов, коллекция цветных диапозитивов. Много лет собирается гербарий на всех стадиях онтогенеза — от всходов до плодоношения.

За годы существования коллекции составлены методические рекомендации по пересадке и выращиванию растений. Накоплен опыт по выращиванию растений различных зон в суровых условиях каменистой полупустыни, где расположен участок. Установлены наилучшие сроки посева многих видов растений. Семена, собранные на участке, идут на пополнение коллекции растений этого участка для создания коллекции семян, для обеспечения обменного фонда семенной лаборатории Ботанического сада.

На базе коллекции живых растений Армении ведутся исследования биологии таксономических групп, поведения некоторых экобиоморф (геофитов, однолетних и многолетних солянок, съедобных или декоративных растений), длительности девственного периода отдельных растений, обобщается опыт сбора, хранения и посадки декоративных растений и т. д. (Магакьян, Мирзоева, 1940; Ахвердов, Мирзоева, 1949, 1962, 1964, 1982; Мирзоева, Ахвердов, 1959а, б, 1967, 1973, 1981; Ахвердов, 1965, 1967; Барсегян, Абрамян, 1966; Акопян, 1979, 1983, 1987а, б, 1988, 1991; Овнанян, 1979, 1982, 1983; Мирзоева,

1980, 1981а, б; Барсегян и др., 1984; Зироян и др., 1984, 1985; Аревшатян и др., 1990; Барсегян, 1991).

Проблема сохранения биоразнообразия растительного мира Армении на участке имеет два тесно переплетающихся аспекта — сохранение генофонда и сохранение ценофонда. Опыт показывает, что полноценное, долговременное сохранение того или иного редкого вида возможно лишь при условии сохранения большей части компонентов экосистемы, в которых вид произрастает.

Составление на участке ценозов или отдельных экспозиций основано на длительном структурно-функциональном анализе эталонных сообществ в природе с использованием специфических особенностей вертикального и горизонтального их сложения, ярусности, синузиальности, экобиоморф, почвы, литологии и т. д. Попытка воссоздать фриганоидные, псаммофитные, гипсофитные или галофитные сообщества без глубокого и разностороннего анализа эталонных участков и без внесения на участок отвечающих экологическим потребностям этих сообществ элементов геоценозов (камней, песков, глинистых, гипсоносных или засоленных почв) — тщетный труд, который даст эфемерный эффект. При удачном же сочетании эдафофона, ценоэлементов, водного режима и экспозиции возникает воспроизводящееся сообщество, в котором появляются характерные представители фауны (например, эндемичное насекомое араратская кошениль на корневищах *Aeluropus littoralis* (Gouen) Parl.). Для воссоздания облика высокогорных флоры и растительности на участке сооружены каменистые горки со склонами различных крутизны и ориентации. Здесь воспроизведены разнообразные экологические микроусловия, свойственные альпийским поясам гор Арагац, Аждаак, Гегам, Капутджух: скалы, осыпи, россыпи, платообразные или ущельеобразные ландшафты. Для показа же субальпийской растительности создана субальпийская горка, для которой специально привезена горно-луговая почва.

Для демонстрации крайне ксерофитных растительных сообществ (фриганы, трагакантников и томилляр) создается пестроцветная горка — нечто подобное «скелетным горам» в понимании А. Л. Тахтаджяна (1937). Для моделирования рельефа и растительных группировок используется принцип максимального приближения к природе.

Растительность псаммофитной пустыни представлена здесь такими видами, как *Acantholimon karelinii* (Stschegl.) Bunge, *Achillea tenuifolia* Lam., *Allium akaka* S. G. Gmel. ex Shult. et Schult. f., *Astragalus paradoxus* Bunge, *Calligonum polygonoides* L., *Bellevalia albana* Woronow, *Stipa caspia* C. Koch и др. К сожалению, объем журнальной статьи не позволяет остановиться на структуре других экспозиций, моделирующих сообщества красных глин, гаммады, шибляка, арчевников, солянковой и солончаковой растительности, нагорных степей, широколиственных лесов, альпийских и субальпийских лугов и т. д.

Анализ многолетних данных по культивированию дикорастущих растений на «Участке флоры и растительности Армении» показал, что далеко не все экологические группы приживаются здесь. Например, такие гигрогалофильные растения засоленных болот в окр. пос. Арарат, как *Microcnemum coralloides* (Loscos et Pardo) Font Quer, *Thesium compressum* Boiss., *Falcaria falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) H. Wolff, *Sonchus araraticus* Nazar. et Bars., *Linum barsegianii* Gabr. et Dittr., не удается культивировать из-за их высокой экологической специализации к почвам и потребности в особом химическом составе грунтовых вод, которые мы пока что не в состоянии воссоздать.

Каждый год проводились экспедиции для пополнения коллекции и доставка соответствующих почв и камней. Однако современная экономическая ситуация в Армении такова, что почти невозможно пополнить коллекцию и чрезвычайно трудно ее сохранить.

В настоящее время на «Участке флоры и растительности Армении» произрастает 92 вида растений, включенных в «Красную книгу Армянской ССР» (1989).

Приводим список этих видов: *Acorus calamus* L., *Actinolema macrolema* Boiss., *Allium akaka* S. G. Gmel. ex Schult. et Schult. f., *A. derderianum* Regel, *A. scabriscapum* Boiss. et Kotschy, *Amberboa moschata* (L.) DC., *A. sosnovskyi* Iljin, *Asphodeline dendroides* (Hoffm.) Woronow ex Grossh., *A. lutea* (L.) Reichend., *A. taurica* (Pall. ex Bieb) Kunth, *Astragalus eriopodus* Boiss., *A. karakuschensis* Gontsch., *A. massalskyi* Grossh., *A. paradoxus* Bunge, *A. refractus* C. A. Mey., *Cachrys arcis-romanae* (Boiss. et Huet) Takht., *C. lophoptera* (Boiss.) Takht., *Calligonum polygonoides* L., *Centaurea erivanensis* (Lipsky) Bordz., *C. hayastana* Tzvel., *C. phaeopappoides* Bordz., *Cercis griffithii* Boiss., *Clematis orientalis* L., *Convolvulus calvertii* Boiss., *Crataegus pontica* Boiss., *Crocus adamii* J. Gay., *C. speciosus* Bieb., *Cyclamen verum* Sveet, *Dorema glabrum* Fisch. et C. A. Mey., *Eremostachys macrophylla* Montbr. et Auch. ex Benth., *Ficus carica* L., *Fritillaria kurdica* Boiss. et Noë, *Galanthus alpinus* Sosn., *G. transcaucasicus* Fomin, *Gladiolus atroviolaceus* Boiss., *Glycyrrhiza glabra* L., *Gundelia tournefortii* L., *Gypsophila aretioides* Boiss., *Hohenackeria excapa* (Stev.) Kozo.-Pol., *Hordeum spontaneum* C. Koch, *Iris acutiloba* C. A. Mey., *I. aphylla* L., *I. caucasica* Hoffm., *I. iberica* Hoffm. subsp. *lycotis* (Woronow) Takht., *I. iberica* subsp. *elegantissima* (Sosn.) Feb. et Takht., *I. imbricata* Lindl., *I. paradoxa* Stev., *I. pumila* L., *I. spuria* L. subsp. *musulmanica* (Fomin) Takht., *I. reticulata* Bieb., *Juglans regia* L., *Juniperus excelsa* Bieb. subsp. *polycarpos* (C. Koch) Takht., *J. foetidissima* Willd., *Lactuca takhtadzhianii* Sosn., *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze, *Merendera raddeana* Regel., *M. trigyna* (Adam) Woronow, *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh., *Nymphaea alba* L., *Oxytropis karjaginii* Grossh., *Papaver orientale* L., *P. paucifoliatum* (Trautv.) Fedde, *Pistacia mutica* Fisch. et C. A. Mey., *Populus euphratica* Oliv., *Primula komarovii* A. Los., *P. woronowii* A. Los., *Quercus infectoria* Oliv. sibsp. *boissierii* (Reut.) O. Schwarz., *Q. robur* L. subsp. *pedunculiflora* (C. Koch) Menits., *Rhinopetalum gibbosum* (Boiss.) A. Los., *Rhizocephalus orientalis* Boiss., *Rosa hemisphaerica* Herrm., *Salvia pachystachya* Trautv., *Sambucus tigranii* Troitzk., *Secale vavilovii* Grossh., *Smyrniopsis aucheri* Boiss., *Sorbus hajastana* Gabr., *Sternbergia fischerana* (Herb.) M. Roem., *Szovitsia callicarpa* Fisch. et C. A. Mey., *Tomanthea carthamoides* (DC.) Takht., *T. daralagezica* (Fomin) Takht., *Triticum araraticum* Jacubz., *T. boeticum* Boiss., *T. urartu* Gandil., *Tulipa biflora* Pall., *T. confusa* Gabr., *T. florensky* Woronow, *T. juliae* C. Koch, *T. sosnowskyi* Akhverdov et Mirzoeva, *Viola somchetica* C. Koch, *Vitis sylvestris* C. C. Gmel.

Культивирование редких растений в ботанических садах — не только надежная мера, гарантирующая их сохранение как представителей исчезающих видов, но и действенный способ защиты и восстановления их природных популяций. Если природные местообитания гибнущих видов не претерпели необратимых изменений, то образцы, выращиваемые в ботанических садах, могут быть использованы для реинтродукции в природные условия. В случае, когда невозможно восстановить прежние местообитания, культивируемые образцы можно интродуцировать в другие, благоприятные для них районы. Таким образом, коллекционные фонды могут быть использованы для размножения и реинтродукции редких растений на охраняемую территорию в естественных местообитаниях.

В результате многолетней кропотливой работы, проводимой на «Участке флоры и растительности Армении», накоплен опыт по культивированию редких видов, и в частности по их размножению и возобновлению, разработаны приемы культивирования посредством как вегетативного размножения, так и семенного возобновления. Некоторые редкие виды растений, особенно многолетние, способные к вегетативному размножению, могут легко сохраняться в культуре и размножаться клонально, создавая таким образом в коллекции фонды живого материала растений для последующей реинтродукции (репатриации по: Ю. А. Лукс, 1990) их в природные местообитания. Для однолетних, двулетних и древесных растений, возобновляющихся семенами, создаются семенные фонды, которые также служат материалом для реинтродукции семенами.

Многие виды в настоящее время выращиваются в достаточном количестве и могут рекультивироваться в природу: *Acorus calamus*, *Amberboa moschata*, *Astragalus eriopodus*, *Cachrys lophoptera*, *Gundelia tournefortii*, *Iris pumila*, *I. spuria* subsp. *musulmanica*, *Limonium meyeri*, *Nectaroscordum tripedale*, *Nymphaea alba*, *Oxytropis karjaginii*, *Populus euphratica*, *Rosa hemisphaerica*, *Salvia pachystachya*, *Szovitsia callicarpa*.

Некоторые из них репатриируются на выделенные эталонные участки для воссоздания редких растительных формаций Армении.

Акопян Ж. А. Биология *Halanthium rarilforum* C. Koch (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 722—727.

Акопян Ж. А. Биология *Seidlitzia florida* (Bieb.) Boiss. (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 788—794.

Акопян Ж. А. Биология *Halanthium kulpianum* (C. Koch) Bunge (*Chenopodiaceae*) // Сб. науч. тр. Арм. отд. ВБО «Флора, растительность и растительные ресурсы Армении». 1987а. Вып. 10. С. 89—96.

Акопян Ж. А. Биология *Salsola tamamschjanae* Iljin (*Chenopodiaceae*) // Там же. 1987б. С. 78—88.

Акопян Ж. А. Биология *Salsola nitraria* Litw. (*Chenopodiaceae*) // Сб. науч. тр. Арм. отд. ВБО «Флора, растительность и растительные ресурсы Армении». 1988. Вып. 11.

Акопян Ж. А. Биология *Salsola australis* R. Br. (*Chenopodiaceae*) // Биол. журн. Армении. 1991. Т. 44. № 1. С. 17—23.

Аревшатян И. Г., Акопян Ж. А., Зироян А. Н. и др. Аннотированный список растений, культивируемых в коллекции участка флоры и растительности Армении Ереванского ботанического сада // Сб. науч. тр. Арм. отд. ВБО. 1990. Вып. 14.

Ахвердов А. А. Биология некоторых декоративных геофитов флоры Армении // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1965. № 15. С. 5—133.

Ахвердов А. А. Материалы к биологии касатиков флоры Армении // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1967. № 16. С. 5—11.

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Опыт сбора, хранения и посадки дикорастущих травянистых растений в Ботаническом саду АН Армянской ССР // Бюл. Бот. сада. АН АрмССР. 1949. № 6. С. 37—45.

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Длительность девственного периода, время первого цветения и сроки прорастания дикорастущих видов флоры Армении в культуре // Тр. БИН АН АрмССР. 1962. Т. 13. С. 53—93.

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полынной полупустыни // Тр. БИН АН АрмССР. 1964. Т. 14. С. 91—121.

Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Биология ирисов флоры Армении. Ереван, 1982. 84 с.

Барсегян А. М. Водно-болотная растительность Армянской ССР. Ереван, 1990. 353 с.

Барсегян А. М. Моделирование природной флоры и растительности Армении в Ереванском ботаническом саду // Тез. докл. IV Междунар. конгр. Европейско-средиземн. отд. Междунар. ассоциации бот. садов. Тбилиси, 1991. С. 100.

Барсегян А. М., Абрамян А. Г. Дикорастущие травянистая флора и растительность Ереванского ботанического сада // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1966. № 21. С. 89—105.

Барсегян А. М., Зироян А. Н., Кочарян Н. И. Некоторые эколого-биологические особенности и химический состав кормовых растений араратской кашенили // Биол. журн. Армении. 1984. Т. 37. № 9. С. 757—761.

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1926. Т. 16. № 2.

Гандилян П. А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи, ячменя. Ереван, 1980. 285 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. М., 1950. 738 с.

Зироян А. Н., Григорян А. А., Овнанян Дж. А. Особенности развития некоторых травянистых многолетников флоры Армении в культуре // Биол. журн. Армении. 1984. Т. 37. № 9. С. 796.

Зироян А. Н., Григорян А. А., Овнанян Дж. А. Некоторые итоги интродукции травянистых растений флоры Армении в Ереванском ботаническом саду // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1985. № 28. С. 28—34.

Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. С. 7—313.

Красная книга Армянской ССР. Исчезающие и редкие виды растений. Ереван, 1989. 283 с.

Лукс Ю. А. Редкие и исчезающие растения «красных книг» СССР и РСФСР в коллекции интродукционного питомника Ботанического сада БИН АН СССР на северо-востоке Карельского перешейка // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 62—69.

Магакьян А. К., Мирзоева Н. В. Материалы по фено-экологии некоторых дикорастущих видов флоры Армянской ССР, культивируемых в Ереванском ботаническом саду // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1940. № 2. С. 20—30.

Манасерян А. Г. Полупустынная флора и растительность Армении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1987. 24 с.

Мирзоева Н. В. К биологии некоторых сложноцветных (*Asteraceae*) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33. № 5. С. 557—559.

Мирзоева Н. В. К биологии некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) // Уч. зап. ЕГУ. 1981а. № 3. С. 127—131.

Мирзоева Н. В. Материалы к биологии дикорастущих видов флоры Армении // Сб. науч. тр. Арм. отд. ВБО. 1981б. Вып. 8. С. 24—37.

Мирзоева Н. В., Ахвердов А. А. Декоративные травянистые растения флоры Армении // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1959а. № 17. С. 89—109.

Мирзоева Н. В., Ахвердов А. А. Дикорастущие травянистые растения флоры Армении // Там же. 1959б. С. 37—42.

Мирзоева Н. В., Ахвердов А. А. Материалы по биологии декоративных видов флоры Армении // Тр. БИН АН АрмССР. 1967. Т. 16. С. 76—90.

Мирзоева Н. В., Ахвердов А. А. Материалы по биологии дикорастущих видов флоры Армении // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1973. № 23. С. 99—117.

Мирзоева Н. В., Ахвердов А. А. Биология некоторых представителей сем. *Apiaceae* флоры Армении // Уч. зап. ЕГУ. 1981. № 2. С. 105—112.

Овнанян Дж. А. Некоторые дикорастущие декоративные виды флоры Армении для оформления каменистых горок // Бюл. Бот. сада АН АрмССР. 1979. № 25. С. 141—148.

Овнанян Дж. А. К биологии смолевки гвоздиковидной (*Silene dianthoides* Pers.) // Биол. журн. Армении. 1982. Т. 35. № 1. С. 57—62.

Овнанян Дж. А. Некоторые биологические особенности видов *Betonica orientalis* и *B. grandiflora* в условиях Ереванского ботанического сада // Биол. журн. Армении. 1983. Т. 36. № 3. С. 204—208.

Синская Е. Н. Историческая география культурной флоры. Л., 1969. 480 с.

Тахтаджян А. Л. Ксерофильная растительность скелетных гор Армении // Тр. Арм. филиала АН СССР. 1937. Вып. 2. С. 61—130.

Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. Л., 1978. 247 с.

Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М., 1970. (Тр. МОИП. Т. 38).

Троицкий Н. А. Ботаническая характеристика местообитаний диких пшениц в Армении // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1932. Сер. 5. № 1. С. 53—68.

Файвуш Г. М. Флора и растительность степей Армении: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1992. 44 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 22 XI 1993

SUMMARY

The stand of plants and plant associations demonstrations the flora and vegetation of Armenia was created in the Erevan Botanical Garden by A. K. Magakyan, A. A. Akhverdov and N. V. Mirzoeva in 1937. It numbers about 1/3 of the species includes 93 endangered species of the Armenian flora and almost all the types of its vegetation.

УДК 581.9 (571.511)

Е. Б. Поспелова

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ РАЙОНА ОЗЕРА ЛЕВИНСОН-ЛЕССИНГА (ГОРЫ БЫРРАНГА, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ТАЙМЫР)

E. B. POSPELOVA. FLORA OF VASCULAR PLANTS IN THE REGION OF LEVINSON-LESSING LAKE (THE BYRRANGA MOUNTAINS, CENTRAL TAIMYR)

Приведен список сосудистых растений, собранных в 1993 г. в районе оз. Левинсон-Лессинга, расположенного в центральной части гор Бырранга, включающий в себя 229 видов, подвидов и разновидностей. Дан краткий очерк ландшафтов и растительности территории. В списке указана встречаемость каждого вида в пяти основных природно-территориальных комплексах.

В 1993 г. группой сотрудников заповедника «Таймырский» проведено комплексное обследование участка буферной зоны заповедника близ оз. Левинсон-Лессинга с целью ландшафтного картирования. Площадь участка — 110 км^2, координаты центра — 74° 37′ с. ш., 98° 45′ в. д. В программу входило и флористическое обследование; сборы проводились во всех ландшафтных выделах — от долин до горных вершин.

Территория расположена в центральной части гор Бырранга, на севере включает в себя устьевую часть долины р. Красной, впадающей в озеро, занимает гористое восточное побережье, в южной части — низкую горную гряду, отделяющую долину р. Ледяной от основного хребта и долину этой реки от устья ручья Проточного, соединяющего ее с оз. Левинсон-Лессинга, до бухты Ледяной оз. Таймыр.

Набор экотопов, в которых проводились сборы, очень разнообразен. Среднегорья центрального хребта (300—400 м над ур. м.) резко расчленены, сложены алевролитами, гранитами, местами — сильно выветрелыми карбонатами. Наиболее высокие вершины покрыты каменными развалами, на которых растительность представлена лишайниковыми группировками с отдельными куртинами мхов. На платообразных участках развиты куртинные травяно-моховые горные тундры, где наиболее обычны *Novosieversia glacialis, Luzula confusa, Potentilla uniflora, Poa pseudoabbreviata,* из мхов — *Ditrichum flexicaule, Dicranoweissia crispula.* Они чередуются с пятнистыми осоково-разнотравно-моховыми тундрами (*Carex arctisibirica, Deschampsia* sp., *Luzula nivalis, Aulacomnium turgidum, Tomentypnum nitens, Rhacomitrium lanuginosum*), висячими болотцами с *Orthothecium chryseum, Bryum cryophyllum, Saxifraga cernua, Ranunculus nivalis,* разнотравно-злаковыми куртинными тундрами (*Papaver* sp. sp., *Poa abbreviata, Draba* sp. sp., *Oxytropis nigrescens*). Дриада точечная *Dryas punctata* — основной доминант горных тундр — выше 300 м не поднимается. Карбонатные плато и хребты, как правило, ниже (150—200 м), поверхность их структурирована, занята очень редкой (покрытие 5—10%) куртинно-пятнистой тундрой с преобладанием дриады, ивы арктической *Salix arctica* и немногочисленных трав (*Poa abbreviata, Braya purpurascens, Draba barbata, Eritrichium villosum, Oxytropis nigrescens, Carex rupestris, Alyssum obovatum*). На платообразных поверхностях ниже 300 м над ур. м. развиты пятнистые дриадово-травяно-моховые тундры, на пологих склонах чередующиеся с мохово-травяными влажными ложбинами стока (деллевые комплексы), растительность крутых осыпных и курумовых склонов сильно различается в зависимости от экспозиции. На инсолированных поверхностях небольшие уступы, ниши и ровные участки заняты разнотравно-злаковыми группировками очень богатого флористического состава, иногда на уступах, особенно в нижнем поясе, развиты степоиды с преобладанием *Poa glauca, Festuca auriculata,*

Hierochloë alpina, Oxytropis taimyrensis, Senecio tundricola и др. Северные склоны чаще всего представляют собой голые осыпи с отдельными кустами *Novosieversia glacialis, Oxytropis nigrescens*. У подножия крутых склонов довольно обычны крупноглыбовые развалы, в трещинах скал часто встречаются папоротники (*Woodsia glabella, Dryopteris fragrans, Cystopteris dickieana*); для этих экотопов типичны фрагменты своеобразных нивальных кассиопеево-моховых тундр, где в условиях снегового укрытия и летнего прогревания обычны гипоарктические кустарнички (*Ledum palustre* subsp. *decumbens, Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* subsp. *minus, Pyrola rotundifolia, Ortilia obtusata*).

На шлейфах пологих склонов и конусах выноса горных ручьев обычны пятнисто-полосчатые деллевые комплексы, где на повышенных грядах развиты щебнистые пятнистые разнотравно-дриадовые тундры с очень богатым составом разнотравья, а в ложбинах стока — ивово-кустарничково-осоково-моховые сообщества (*Salix reptans, S. polaris, Carex arctisibirica, Eriophorum callitrix, Tomentypnum nitens, Aulacomnium turgidum*); выше по склону, где эти ложбины только начинают формироваться, встречаются травяно-кассиопеево-моховые сообщества (*Cassiope tetragona, Carex vaginata, Draba pilosa, D. eschscholtzii*). По периферии нивальных ниш обычны евтрофные болотца с *Eriophorum callitrix, E. scheuchzeri, Carex concolor, C. physocarpa, Juncus biglumis, Salix pulchra* и т. д. Особенно специфичны болота минерального питания, развивающиеся у подножий известняковых гряд. Здесь очень слабо развит моховой покров, на голых пятнах заиленной дресвы обильны *Oxygraphis glacialis, Equisetum variegatum, Armeria maritima*; на более замоховелых местах разрастаются осоки (*Carex concolor, C. physocarpa, C. marina, C. redowskiana*).

Горные массивы изобилуют ручьями, чаще всего с каньонообразными долинами, лишь в нижнем течении террасированными. На террасках развиты луговины с разнообразной мезофитно-травяной растительностью (*Deschampsia borealis, Poa alpigena, Astragalus umbellatus, A. alpinus, Papaver pulvinatum, P. minutiflorum, Taraxacum* sp. sp., *Draba hirta, Oxyria digyna, Myosotis alpestris, Ranunculus sulphureus* и др.); встречаются ивняки из *Salix reptans* и *S. lanata*, хотя и очень низкорослые. Заболоченные участки пойм заняты сообществами *Carex concolor, Eriophorum polystachion, Dupontia fischeri*, в моховом покрове обычны виды родов *Drepanocladus, Calliergon*.

Р. Ледяная имеет широкую долину с многочисленными протоками и островами, занятыми разнообразной растительностью, характер которой зависит от степени заливания, состава аллювия, положения в рельефе долины. На крупногалечных участках низкой и средней пойм растительность практически отсутствует, кроме отдельных куртин *Chamerion latifolium, Roegneria villosa*. Слабо приподнятые галечники покрыты редкими ивнячками из *Salix reptans, S. lanata*, изредка встречается *S. alaxensis* в простертой форме; на песчаных участках попадаются *Carex maritima, Poa arctica* var. *vivipara, Festuca rubra* subsp. *arctica, Papaver pulvinatum, P. polare*. Более задернованные участки представляют собой луговины с преобладанием *Festuca rubra* subsp. *arctica, Deschampsia glauca, Astragalus alpinus* и обилием разнотравья (*Lloydia serotina, Pedicularis amoena, P. verticillata, Taraxacum macilentum, Polemonium boreale, Oxytropis middendorffii*). Высокая пойма занята довольно однообразными дриадово-моховыми (*Tomentypnum nitens*) тундрами, где иногда обильны ивы; в старичных понижениях развиты сплошные заросли осок и пушиц.

Растительность на пологом южном макросклоне гор Бырранга к долине представлена кочкарными пушицево-осоково-моховыми или кустарниково-осоково-моховыми тундрами (*Carex arctisibirica, Eriophorum polystachion, E. vaginatum, Salix reptans, S. pulchra*), на бровках — осоково-дриадово-моховыми. Древняя терраса р. Ледяной занята в основном болотной растительностью (тундрово-болотные комплексы, местами реликтовые торфяники с обилием березки *Betula nana*).

Виды	Встречаемость видов в отдельных ландшафтных выделах				
	СГ	НГ	ИЗ	МК	ДЛ
Woodsia glabella R. Br.		2			
Cystopteris dickieana R. Sim	2	3	2		
C. fragilis (L.) Bernh.		2			
Dryopteris fragrans (L.) Schott		2			
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.				3	4
E. variegatum Schleich.			3	3	2
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.		2		2	
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	2	4	3	3	2
H. pauciflora R. Br.				3	3
Alopecurus alpinus Smith	2	4		4	3
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal				2	3
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	2	3	2	4	4
Calamagrostis holmii Lange		2		3	4
C. groenlandica (Schrank) Kunth					2
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.				3	4
D. brevifolia R. Br.	3	2	1	2	2
D. glauca C. Hartm.				2	3
Trisetum molle (Michx.) Kunth				2	2
T. sibiricum Rupr. subsp. *litoralis* (Rupr.) Roshev.				2	3
T. spicatum (L.) Kunth	2	3	2	2	4
Koeleria asiatica Domin		1		1	
Pleuropogon sabinii R. Br.				2	3
Poa abbreviata R. Br.	3	4	3	1	
P. abbreviata R. Br. subsp. *jordalii* (A. Pors.) Hult.			3		
P. alpigena (Fries.) Lindm.	2	3	2	4	4
P. arctica R. Br.	3	4	2	4	4
P. arctica var. *vivipara* Hook.					2
P. bryophila Trin.		3	2	1	
P. glauca Vahl	3	4	3	3	
P. pseudoabbreviata Roshev.	3	3	3	2	2
P. tolmatchewii Roshev.		2			2
Dupontia fischeri R. Br.				4	4
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.				3	4
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	2				
Festuca auriculata Drob.	2	4	1		
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	4	4	3	4	3
F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor.		2		3	3
F. vivipara (L.) Smith	2	3			
Bromopsis pumpellianus (Scribn.) Holub		2	1	2	2
Roegneria villosa V. Vassil.					3
Eriophorum callitrix Cham. et C. A. Mey.		2		3	
E. medium Anderss.				3	3
E. polystachion L.	1	2		4	4
E. scheuchzeri Hoppe					2
E. vaginatum L.		3		3	3
Kobresia myosuroides (Vill.) Friori et Paol.					1
K. sibirica Turcz.		1			
Carex arctisibirica Jurtz.	3	2	2	4	4
C. concolor R. Br.	1	3	3	4	4
C. macrogyna Turcz. ex Steud.			3		
C. marina Dew.			2		2
C. maritima Gunn.					2
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.		2		2	
C. misandra R. Br.	4	4	2	4	4
C. physocarpa C. Presl.			3	4	4
C. redowskiana C. A. Mey.			2		
C. rupestris All.	4	4	4	2	
C. tripartita All.		2		2	
C. vaginata Tausch		2		3	
Juncus biglumis L.	2	3	2	4	4

Виды	Встречаемость видов в отдельных ландшафтных выделах				
	СГ	НГ	ИЗ	МК	ДЛ
Juncus castaneus Smith				2	
J. triglumis L.				2	
Luzula confusa Lindeb.	4	4	2	4	4
L. nivalis (Laest.) Spreng.	4	3		3	2
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.				1	
L. wahlenbergii Rupr.				1	
Tofieldia coccinea Richards.		2	1	1	
T. pusilla (Michx.) Pers.					1
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	4	4	3	4	4
Salix alaxensis Cov.					1
S. arctica Pall.		4	4	2	
S. glauca L.				1	
S. lanata L.				3	3
S. polaris Wahlenb.	4	3	1	4	3
S. pulchra Cham.				3	3
S. reptans Rupr.	1	2	1	4	4
S. reticulata L.			1		
Betula nana L. s. l.				2	2
Oxyria digyna (L.) Hill	3	4	2	4	4
Rumex arcticus Trautv.				3	3
R. lapponicus (Hiit.) Czernov		3			1
R. pseudoxyria (Tolm.) F. Khokhr.		3			
Polygonum ellipticum Willd. ex Spreng.				2	2
P. viviparum L.	2	3		4	4
Stellaria ciliatosepala Trautv.				2	2
S. crassipes Hult.	2	1		4	4
S. edwardsii R. Br.		2		2	2
S. peduncularis Bunge				2	2
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.		4	2	3	2
C. bialynickii Tolm.	2	1		2	
C. regelii Ostenf.		2		4	4
Sagina intermedia Fenzl				2	
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.	3	4	2	4	3
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	2	4		4	3
M. rubella (Wahlenb.) Hiern	4	4	2	4	4
M. stricta (Sw.) Hiern				2	
Silene paucifolia Ledeb.		4		2	
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov	2	2		3	3
G. involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Löve	2	4		4	4
G. violascens Tolm.				1	
Caltha arctica L.				4	4
C. caespitosa Schipcz.					2
Delphinium middendorffii Trautv.		3			
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge			3		3
Ranunculus affinis R. Br.				3	3
R. borealis Trautv.					1
R. gmelinii DC.					1
R. hyperboreus Rottb.				2	2
R. lapponicus L.					1
R. nivalis L.	2	2		4	4
R. pygmaeus Wahlenb.	2			3	
R. samojedorum Rupr.					1
R. sulphureus C. J. Phipps	1	2	1	4	4
Thalictrum alpinum L.		3	2	2	
Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. subsp. *orientale* Tolm.		3	3	1	3
P. leucotrichum Tolm.		2	2		
P. minutiflorum Tolm.		2		3	2
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky		1			
P. polare (Tolm.) Perf.	2	3	3	4	4
P. pulvinatum Tolm.		3		3	3

Виды	Встречаемость видов в отдельных ландшафтных выделах				
	СГ	НГ	ИЗ	МК	ДЛ
Eutrema edwardsii R. Br.				4	4
Braya purpurascens (R. Br.) Bunge			3		2
Erysimum pallasii (Pursch.) Fern.	3	4	3	3	2
Cardamine bellidifolia L.	2	3		4	4
C. microphylla Adams		3		2	2
C. pratensis L.					2
Cardaminopsis septentrionalis (N. Busch) O. E. Schulz	2	4	2	3	3
Parrya nudicaulis (L.) Regel	2	4	2	4	3
Lesquerella arctica (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats.			2		
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.	2	4	3	2	2
Draba alpina L.	3	3	2	2	2
D. barbata Pohle		2	2		
D. cinerea Adams		4	2	3	3
D. corymbosa R. Br. ex DC.		2	2	2	
D. eschscholtzii Pohle ex N. Busch		2		2	
D. fladnizensis Wulf.	2	4	2	4	2
D. glacialis Adams	2	2		3	3
D. hirta L.		3	1	4	4
D. lactea Adams		3		3	2
D. oblongata R. Br. ex DC.	2	2	1	3	3
D. ochroleuca Bunge		2		3	2
D. parvisiliquosa Tolm.				1	
D. pauciflora R. Br.	3	2		4	3
D. pilosa DC.		3		3	2
D. pseudopilosa Pohle	2	3	1	4	2
D. sambukii Tolm.				1	1
D. subcapitata Simm.	3	4	2	2	2
Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.				3	
C. groenlandica L.		2		2	2
Thlaspi cochleariforme DC.		2	2		
Rhodiola rosea L. subsp. *rosea*		3			
R. rosea subsp. *integrifolia* (Raf.) Petrovsky		1			
Saxifraga cespitosa L.	3	4	2	3	2
S. cernua L.	3	3		4	4
S. foliolosa R. Br.	2			3	
S. funstonii (Small) Fedde			2		
S. hieracifolia Waldst. et Kit.		2		4	4
S. hirculus L.	2	2		4	4
S. nelsoniana D. Don	2	3		3	3
S. nivalis L.	2	3		3	
S. oppositifolia L.		2	4	2	2
S. platysepala (Trautv.) Tolm.		2	2	1	
S. serpyllifolia Pursh subsp. *glutinosa* (Sipl.) Ju. Kozhevn.	2	3		3	
S. setigera Pursh	2	3			
S. spinulosa Adams	3	4	1	1	
S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith		2		2	
Chrysosplenium alternifolium L.				4	2
Potentilla chamissonis Hult.				1	
P. gorodkovii Jurtz.		2			
P. hyparctica Malte	3	4	2	4	4
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	2	4		2	
P. subvahliana Jurtz.	3	2			
P. uniflora Ledeb.	3	4	2	2	
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle	4	4	3	4	4
Dryas punctata Juz.	2	4	4	4	4
Astragalus alpinus L. subsp. *arcticus* Lindm.		4		4	4
A. tolmaczevii Jurtz.	1	3	3	2	2
A. umbellatus Bunge		4		4	4
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch.	3	4	3	3	3
O. mertensiana Turcz.		2		2	

Виды	Встречаемость видов в отдельных ландшафтных выделах				
	СГ	НГ	ИЗ	МК	ДЛ
Oxytropis middendorffii Trautv.		2		4	4
O. putoranica M. Ivanova			2		
O. taimyrensis (Jurtz.) A. et D. Löve		3		4	4
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.		3		3	
Epilobium davuricum Fisch.		2	3	3	
Chamerion latifolium (L.) Holub		2		4	4
Pachypleurum alpinum Ledeb.		3		3	2
Pyrola rotundifolia L.		3			
Ortilia obtusata (Turcz.) Jurtz.		2			
Ledum palustre L. subsp. *decumbers* (Ait.) Hult.		2			
Cassiope tetragona (L.) D. Don		4		4	2
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.		1		1	
V. vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.		2		2	
Androsace chamaejasme Wulf. subsp. *arctisibirica* Korobkov		3		2	
A. septentrionalis L.				2	
A. triflora Adams	2	4	2	3	3
Armeria maritima (Mill.) Willd.					2
Polemonium boreale Adams		3		4	4
Myosotis alpestris F. W. Schmidt subsp. *asiatica* Vestergr. ex Hult.	2	4	2	4	4
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Petrovsky			2		
E. villosum (Ledeb.) Bunge subsp. *villosum*	1	3		4	4
E. villosum subsp. *pulvinatum* Petrovsky	3	4	3	4	4
Lagotis glauca Gaertn. subsp. *minor* (Willd.) Hult.	2	2		4	4
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.		2		4	4
P. amoena Adams ex Stev.		4		4	4
P. capitata Adams		3		4	4
P. dasyantha Hadaĉ		3		3	2
P. hirsuta L.	1	2		4	4
P. oederi Vahl				2	4
P. sudetica Willd. subsp. *interioroides* Hult.				1	
P. sudetica subsp. *novaiae-zemliae* Hult.				1	2
P. yerticillata L.		4		4	4
Valeriana capitata Pall.		2		4	3
Erigeron eriocephalus J. Vahl		2		3	2
Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel.		2	2		
Artemisia borealis Pall. subsp. *borealis*		4		4	4
A. sericea Webb. ex Stechm.		2			
A. tilesii Ledeb.		2		4	4
Petasites frigidus (L.) Fries				2	
P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	1	2		4	4
Arnica iljinii (Maquire) Iljin		4		2	
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.		2		4	4
S. resedifolius Less.	1	4	2	4	4
S. tundricola Tolm.		4		3	2
Saussurea tilesii (Ledeb.) Ledeb.	1	3	2	4	3
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.		2		3	3
T. ceratophorum (Ledeb.) DC.		2		3	3
T. macilentum Dahlst.		3		4	3
T. phymatocarpum J. Vahl			1		

Примечание. Ландшафтные выделы: СГ — верхний и средний пояса гор (неизвестковых); НГ — нижний пояс гор, прогреваемые склоны и шлейфы; ИЗ — выходы известняков в горах и шлейфы карбонатных склонов; МК — межгорные котловины; ДЛ — долины рек Красной и Ледяной. Категория встречаемости: 1 — единично, 2 — спорадически, 3 — часто, 4 — обычно.

Приводимый список включает в себя 229 видов, подвидов и разновидностей сосудистых растений; по-видимому, он не является исчерпывающим из-за очень плохих погодных условий лета 1993 г., когда некоторые растения едва успели выпустить бутоны. При сравнении этого списка с данными по близле-

жащему участку среднего течения р. Бол. Боотанкага (Кожевников, 1992; Поспелова, Куваев, 1994) видна его некоторая неполнота. В то же время здесь нами встречены виды, не отмеченные на р. Бол. Боотанкага (*Kobresia sibirica, Carex maritima, Tofieldia pusilla, Caltha caespitosa, Papaver paucistaminum, Draba eschscholtzii, Saxifraga platysepala, Ortilia obtusata*). Флора района р. Бол. Боотанкага значительно богаче (269 таксонов), хотя набор экотопов на обеих территориях практически одинаков. Следует, однако, отметить, что микроклимат района оз. Левинсон-Лессинга более суров, так как озеро представляет собой меридионально вытянутую котловину, служащую коридором для проникновения холодных арктических воздушных масс. Состав растительности богат лишь на защищенных южных склонах, а по общему облику тундры межгорных котловин носят арктический характер в отличие от долины р. Бол. Боотанкага, где в сложении сообществ гораздо бóльшую роль играют гипоарктические виды, например березка.

Список приведен в виде таблицы, где указано распространение отдельных видов в контрастных по характеру рельефа и геологическому строению природно-территориальных комплексах, приблизительно соответствующих рангу местности: в горах, сложенных кислыми и нейтральными породами; на прогреваемых склонах нижнего пояса и их шлейфах; на выходах карбонатов, включая шлейфы известковых склонов; в межгорных котловинах; в долинах рек Красной и Ледяной.

Названия видов приведены по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) с номенклатурными дополнениями С. К. Черепанова (1981). Порядок расположения семейств и родов соответствует системе Энглера. Гербарные образцы, на основе которых составлен список, находятся в фондах заповедника «Таймырский» и на кафедре геоботаники биологического факультета МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.—Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Поспелова Е. Б., Куваев В. Б. Дополнения к флоре сосудистых растений бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 112—117.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 11 VII 1994

SUMMARY

The characteristics of vegetation and flora of the eastern shore of the Levinson-Lessing lake situated in the central part of the Byrrange mountain range (Central Taimyr) is given. The main plant communities are described in accordance with the landscape structure of the territory. The floristic list for the region contains 228 taxa, and cites frequencies of the species and subspecies. The flora is rather rich for the central part of Taimyr.

УДК 581.9(22)(265.53)

О. А. Мочалова

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА УМАРА (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

O. A. MOCHALOVA. FLORA OF VASCULAR PLANTS OF UMARA ISLAND (OKHOTSK SEA)

Приведены очерк растительности и аннотированный список сосудистых растений о-ва Умара, расположенного в северной части Охотского моря. На острове площадью 0.2 км^2 выявлен 151 вид сосудистых растений. Впервые в Охотии найден *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch.

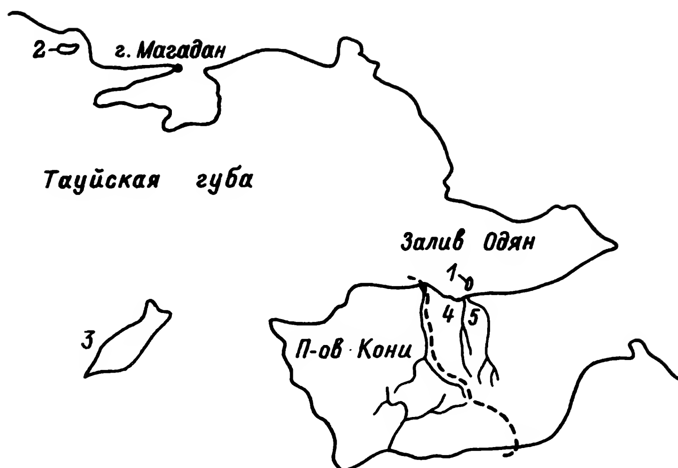
В настоящее время начата серия инвентаризационных флористических работ на малых островах северной части Охотоморья, одним из которых является о-в Умара (залив Одян Тауйской губы Охотского моря, 152° 60′ в. д., 58° 20′ с. ш.). Имеются сведения о встречаемости на острове 48 видов (Пааль, 1991), упомянутых в связи с изучением флоры п-ова Кони (Ольское лесничество Магаданского заповедника), находящегося в непосредственной близости от острова; других опубликованных материалов о флоре острова нет. Несколько видов с о-ва Умара, собранных А. Т. Реутт в августе 1959 г., нам удалось обнаружить среди гербарных материалов, хранящихся в архиве Дальгипрозема (Магадан).

Изучение флоры и растительности о-ва Умара проводилось О. А. Мочаловой и Е. Ю. Голубовой в 1992 г. (в конце июня—начале августа) и 1993 г. (в начале июля—конце августа). Гербарий собранных видов, обработанный А. Н. Беркутенко, М. Г. Кузнецовой, О. А. Мочаловой, Н. С. Пробатовой (злаки), хранится в Институте биологических проблем Севера ДВО РАН.

О-в Умара расположен напротив устья р. Умара и отделен от побережья проливом шириной 1.5 км (см. рисунок). При максимальных отливах (5—6 дней за приливной цикл) в проливе на 1—2 ч обнажается галечная коса, соединяющая юго-восточную оконечность острова с берегом. Наибольшая высота острова 93 м, длина около 700 м и ширина 300 м. Остров вытянут в долготном направлении, его площадь составляет около 0.2 км^2. Берега острова, особенно на его северной оконечности, скалистые, на них находятся крупные птичьи базары. Юго-западный и восточный макросклоны о-ва Умара более пологие, в верхней трети имеют террасоподобные уступы. Вершина острова представляет собой плато (около 80 м над ур. м.) с незначительным прогибом в центральной части. О-в Умара необитаем.

Согласно геоботаническому районированию Севера Дальнего Востока (Реутт, 1970), остров находится в горной области кедровых стлаников и лиственнично-березовых лесов Охотского побережья. Своеобразие этой территории состоит в том, что здесь распространены кедровостланиковые и ольхово-кедровостланиковые ассоциации, образующие широкий предгольцовый пояс, непосредственно переходящий в каменистые пустыни. Для крупных островов этой области (островов Завьялова и Спафарьева) характерно развитие наряду с кедровым и ольховым стланиками мелкокустарничковой горно-арктической щебнистой тундры, особенно по северным склонам (Реутт, 1970).

Растительность о-ва Умара, несмотря на его малую площадь, достаточно пестра и мозаична. Основу растительного покрова составляют заросли стлаников (кедрового, ольхового и березки растопыренной (Миддендорфа)) по некрутым участкам склонов и краям вершинного плато; кустарничковые тундры на вершинном плато; вейниково-разнотравные, вейниково-кустарничковые сообщества, представленные небольшими участками по всему острову, и в особенности по склонам. Современный растительный покров отчасти восстановленный, так как на острове присутствуют следы старых пожаров, особенно



Острова и реки восточной части Тауйской губы Охотского моря.

Острова: *1* — Умара, *2* — Недоразумения, *3* — Завьялова; реки: *4* — Малая Умара, *5* — Умара. Пунктиром показана граница Ольского лесничества Магаданского заповедника.

заметные на его северной оконечности, где до сих пор местами среди горелых стволов стланика преобладают сплошные заросли вейника и иван-чая.

Для о-ва Умара характерны несомкнутые низкорослые (высотой не более 1 м) стланиковые заросли из *Pinus pumila* и *Dushekia fruticosa,* чередующиеся с ерниками из *Betula divaricata* (*B. middendorffii*), двух типов — кустарничково-моховые и вейниково-кустарничково-разнотравные. В них преобладают: в травяно-кустарничковом ярусе — *Vaccinium vitis-idaea, Empetrum sibiricum, Ledum palustre, Rubus arcticus* (не плодоносит), *Maianthemum bifolium, Trientalis europaea, Linnaea borealis, Chamaepericlymenum suecicum, Lycopodium annotinum*; из кустарников — отдельно стоящие *Spiraea stevenii, Sorbus sambucifolia, Rhododendron aureum.* Состав и соотношение этих видов меняются; местами, особенно в низкорослых сомкнутых ерниках из *Betula divaricata,* травяно-кустарничковый ярус практически не выражен, почва покрыта зелеными мхами. На прогалинах между стланиками и на старых гарях развит высокий травостой с преобладанием *Calamagrostis langsdorffii, Chamerion angustifolium, Festuca altaica, Artemisia arctica, Geranium erianthum.*

Несмотря на расположение острова в области лиственнично-березовых лесов и широкое распространение на побережье п-ова Кони каменноберезняков и лиственничников, о-в Умара безлесен. Древесная растительность на нем представлена несколькими экземплярами *Betula lanata* и *Larix cajanderi* кустовидной и стланиковой форм, а также низкорослыми *Salix shwerinii* и *S. udensis* (на острове отмечено всего около 10 деревьев высотой не более 3 м). Безлесье острова объясняется суровостью климата (сильным охлаждающим влиянием моря, постоянными ветрами) и его малыми размерами. Особый интерес представляет находка на острове лиственницы, для которой р. Малая Умара, впадающая в море напротив острова, является западной границей распространения в северной части п-ова Кони.

На более высоких и открытых местах (50—60 м над ур. м.) размещаются участки горных кустарничковых тундр, среди которых преобладают сухие кустарничково-лишайниковые и разнотравно-кустарничково-моховые тундры. Для первых характерно преобладание *Arctous alpina* или *Empetrum sibiricum* в сочетании с различными по обилию *Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Salix arctica, Hierochloë alpina, Tilingia ajanensis, Artemisia arctica.* Проективное покрытие

травяно-кустарничкового яруса в них не превышает 60—70%. Среди лишайников доминируют *Cetraria cucullata, C. islandica,* различные виды *Alectoria, Cladina,* покрытие которых местами достигает 80%. В разнотравно-кустарничково-моховых луговинных тундрах травостой представлен более разнообразно за счет развития *Calamagrostis langsdorffii, Polygonum tripterocarpum, Chamaepericlymenum suecicum, Rhododendron camtschaticum, Astragalus alpinus, Astrocodon expansus, Carex globularis, Luzula rufescens, Trientalis europaea.* Участие лишайников снижается, а покрытие зеленых мхов местами достигает 70%.

Практически по всему острову встречаются вейниково-разнотравные и вейниково-кустарничковые сообщества, занимающие незначительные по площади участки. В них доминируют *Calamagrostis langsdorffii, Chamerion angustifolium, Vaccinium vitis-idaea,* достаточно обычны отдельно стоящие кусты *Pinus pumila, Spiraea stevenii, Betula divaricata.* Из кустарничков обычны *Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Salix sphenophylla, Empetrum sibiricum,* из трав — *Polygonum tripterocarpum, Angelica gmelinii, Pedicularis verticillata, Trisetum spicatum, Festuca ovina.* Подобные сообщества на острове, вероятно, являются восстановленными после пожаров.

На растительность острова значительное влияние оказало отсутствие постоянных пресных водотоков; влажная разнотравно-осоково-моховая луговинная тундра отмечена только на двух маленьких участках — в седловине вершинного плато и на террасе восточного макросклона. Здесь присутствуют *Carex pallida, Luzula confusa, Iris setosa, Viola biflora, Rubus chamaemorus, Equisetum arvense, Ranunculus monophyllus.*

Пояс открытых каменисто-щебнистых поверхностей на острове не выражен. Между прибрежными скалами обычны каменистые осыпи, в верхних частях местами покрытые несомкнутыми ксерофитными сообществами (*Scorzonera radiata, Papaver radicatum* s. l., *Campanula langsdorffiana, Saxifraga derbekii, Sedum cyaneum, Draba nemorosa*). Ниже преобладают вейниково-разнотравные сообщества, где доминируют *Calamagrostis langsdorffii* и *Artemisia leucophylla.*

Крупнотравные приморские луга представлены незначительными по площади участками в нижних частях крутых задернованных склонов. В этих сообществах с доминированием вейника *Calamagrostis langsdorffii* присутствуют также *Leymus villosissimus, Carex gmelinii, Senecio pseudoarnica, Veratrum oxysepalum, Tanacetum boreale, Chamerion angustifolium, Urtica angustifolia, Artemisia arctica, Ligusticum hultenii, Potentilla fragiformis,* высота травостоя в них составляет около 70—80 см при проективном покрытии 100%.

В южной части острова эти виды поднимаются достаточно высоко по пологим участкам между скалами и входят в состав разнотравно-злаковых лугов, которые представлены на о-ве Умара несколькими участками в верхней трети юго-западного склона и на наклонном участке вершинного плато на южной оконечности острова. Разнотравно-злаковые луговинные сообщества имеют наиболее богатый набор видов, среди которых трудно выделить доминирующие (*Festuca altaica, F. ovina, Poa malacantha, P. alpigena, Trisetum sibiricum, Hierochloë sibirica, Iris setosa, Veratrum oxysepalum, Anemonastrum sibiricum, Polygonum viviparum, Atriplex gmelinii, Myosotis stenophylla, Angelica gmelinii, Arctanthemum arcticum, Fritillaria camschatcensis, Geranium erianthum, Aruncus kamtschaticus, Galium boreale, Achillea alpina* и др.).

На прибрежных скалах преобладают сообщества накипных лишайников с элементами несомкнутой скальной растительности, представленной *Potentilla fragiformis, Artemisia leucophylla, Sedum cyaneum, Saxifraga derbekii, Leymus villosissimus, Ligusticum hultenii, Cerastium beeringianum, Arctanthemum arcticum.* В нижнем поясе приморских скал в зоне действия морского прибоя растительность отсутствует.

Северное Охотоморье отнесено Б. А. Юрцевым (1974) к Северо-Охотской провинции Восточно-Сибирского сектора Бореальной флористической области гипоарктического ботанико-географического пояса. Характер растительного покрова в этом регионе определяется приморским положением территории и горным рельефом. Океаничность флоры наиболее существенно проявляется в узкой полосе Охотского побережья. Это позволило Б. А. Юрцеву (1974) выделить самостоятельную Охотскую приморскую подпровинцию, а А. П. Хохрякову (1989) в составе Охотско-Камчатской флористической провинции (Miyakea-Ochotia prov.) Охотской подпровинции (Ochotia victoris subprov.) выделить Северо-Охотский округ (интегральный эндем *Saxifraga derbekii*), который по флористическому районированию Магаданской обл. (Хохряков, 1985) известен как Прибрежно-Охотский флористический район. Особенностью данной территории является широкое распространение видов дальневосточной флоры; наряду с преобладающим восточносибирским комплексом флоры здесь находится на своем северном пределе распространения ряд охотских и японо-маньчжурских видов (Хохряков, 1971, 1989).

Флора острова богата и своеобразна. Несмотря на малую площадь, на нем обнаружен 151 вид сосудистых растений. Для сравнения отметим, что на расположенном в Тауйской губе о-ве Талан площадью более 2 км^2, удаленном от побережья на 8 км, выявлено 112 видов сосудистых растений (Голубова, Беркутенко, 1989), а на о-ве Недоразумения площадью 10 км^2, находящемся там же, но удаленном на 2.5 км от побережья, — 165 видов (Berkutenko, Drovetskaja, 1993). На о-ве Умара есть интересные флористические находки. На вершинном плато в разнотравно-вейниковых зарослях по краю скал с птичьими базарами собран *Arabidopsis bursifolia* — восточносибирский вид, произрастающий в Магаданской обл. в бассейне р. Колымы и дизъюнктивно на Чукотке и Камчатке. Этот криофильно-степной вид легко сорничает, особенно обилен он там, где растительный покров нарушен (Беркутенко, 1983). На острове *Arabidopsis bursifolia* редок. Во флоре острова имеются 2 вида, редких для Магаданской обл. (Беркутенко, 1987), — *Helictotrichon dahuricum* и *Maianthemum dilatatum*.

Далее приводится аннотированный список сосудистых растений о-ва Умара. Семейства и роды расположены по системе Энглера, виды внутри родов — по алфавиту, номенклатура видов дана по сводке С. К. Черепанова (1981) с частичными коррективами по «Сосудистым растениям советского Дальнего Востока» (1985—1991).

Обозначения: «*» — виды, собранные Я. Л. Пааль (1991) в 1987 г.; «**» — виды, отмеченные А. Т. Реутт в 1959 г.; «+» — виды, собранные Я. Л. Пааль, но нами не отмеченные, присутствующие во флоре п-ова Кони (Кожевников, Хохряков, 1976; Беркутенко и др., 1989); «++» — виды, собранные Я. Л. Пааль, но нами не отмеченные.

Cystopteris fragilis (L.) Borbas — вершинное плато, ольховник кустарничково-разнотравный; редко.

Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newm. — восточный макросклон, приморские скалы и щебнистые склоны; нередко.

Equisetum arvense L. — вершинное плато, склоны, стланиковые и разнотравно-осоково-моховые сообщества; нередко.

E. pratense L. — вершинное плато, склоны, кустарничково-моховые стланики; нередко.

E. sylvaticum L. — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли, кустарничково-разнотравные тундры; обычно.

Lycopodium annotinum L. — вершинное плато, склоны, стланики, кустарничковые тундры; обычно.

+ *L. dubium* Zoega — тундра.

L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. — вершинное плато, кустарничковые тундры; изредка.

Diphasiastrum alpinum (L.) Holub — вершинное плато, ольховники, стланики кустарничково-моховые; редко.

Pinus pumila (Pall.) Regel — вершинное плато, склоны, один из доминантов, образующих стланиковые заросли; обычно.

Larix cajanderi Mayr — вершинное плато, несколько экземпляров стланиковой и кустовидной форм.

* *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult. — вершинное плато, кустарничковые тундры, щебнистые склоны; обычно.

* *H. sibirica* (Tzvel.) Czer. — южная оконечность острова, злаково-разнотравный луг; изредка.

Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin. — повсеместно по склонам и на плато, один из доминирующих видов.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — вершинное плато, стланиковые заросли вейниково-кустарничковые; изредка.

Trisetum sibiricum Rupr. — восточный макросклон, юго-западный разнотравно-злаковый луг, вейниковые заросли; нередко.

T. spicatum (L.) Richt. — вейниковые сообщества по склонам и скалам, вершинное плато, кустарничковые тундры; обычно.

Helictotrichon dahuricum (Kom.) Kitag. — юго-западный склон, злаково-разнотравный луг; единично.

Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub — вейниково-злаковые и вейниково-разнотравные заросли по склонам; нередко.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. — вершинное плато, склоны, разнотравно-злаковый луг, вейниково-разнотравные заросли; нередко.

P. glauca Vahl — вершинное плато, кустарничковые тундры, щебнистые склоны; нередко.

P. eminens C. Presl. — юго-западный склон, злаково-разнотравный луг; изредка.

P. kamtczatensis Probatova — западный макросклон, приморское высокотравье; редко.

P. malacantha Kom. — вершинное плато, склоны, вейниково-разнотравные заросли, кустарничковые тундры; обычно.

P. nemoralis L. — юго-западный склон, разнотравно-злаковый луг; редко.

P. ochotensis Trin. — щебнистые склоны, вейниковые заросли; изредка.

P. palustris L. — вершинное плато, склоны, разнотравно-злаковый луг, стланиковые заросли; нередко.

++ *P. sibirica* Roshev. — щебнистый склон.

P. sublanata Reverd. — восточный макросклон, разнотравно-осоково-моховая тундра, юго-западный склон, разнотравно-злаковый луг; изредка.

Festuca altaica Trin. — вершинное плато и склоны, вейниково-разнотравные и вейниково-кустарничковые заросли, стланики; обычно.

* *F. ovina* L. — вершинное плато, склоны, злаковые и разнотравно-злаковые, сухие ксерофитные сообщества; обычно.

* *F. rubra* L. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, вейниково-разнотравные сообщества; нередко.

Elymus confusus (Roshev.) Tzvel. — восточный макросклон, несомкнутое разнотравье на щебнистом склоне, изредка.

Leymus mollis (Trin.) Hara — восточный макросклон, приморские скалы; редко.

L. villosissimus (Scribn.) Tzvel. — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

Carex globularis L. — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли, кустарничковые тундры; обычно.

* *G. gmelinii* Hook. et Arn. — повсеместно по приморским скалам и склонам; обычно.

C. quasivaginata Clarke — вершинное плато, кустарничковые тундры; изредка.

C. pallida C. A. Mey. — вершинное плато, стланиковые заросли, осоково-разнотравно-моховая тундра; нередко.

C. vanheurckii Müell. Arg. — вершинное плато, склоны, стланики, вейниковые заросли; обычно.

Luzula confusa Lind. — восточный макросклон, сухие ксерофитные, вейниково-кустарничковые сообщества; редко.

L. pallescens Sw. — склоны, кустарничково-разнотравные и вейниковые сообщества; изредка.

L. rufescens Fish. ex E. Mey. — вершинное плато, склоны, стланиковые, вейниковые заросли, разнотравно-злаковый луг; обычно.

* *L. sibirica* V. Krecz. — вершинное плато, склоны, вейниково-разнотравные сообщества, кустарничковые тундры; обычно.

Veratrum oxysepalum Turcz. — повсеместно по склонам; обычно.

Allium strictum Schrad. — склоны, сухие ксерофитные, разнотравно-злаковые и вейниковые сообщества; обычно.

Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl. — восточный макросклон, юго-западный склон, разнотравно-злаковые и вейниковые сообщества; нередко.

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли; обычно.

M. dilatatum (Wood.) Nels. et Macbr. — разнотравно-зеленомошный ольховник на террасе западного склона; единично.

Iris setosa Pall. ex Link — по склонам, разнотравно-злаковые и осоково-моховые сообщества; нередко.

Salix arctica Pall. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, вейниково-кустарничковые заросли; обычно.

S. bebbiana Sarg. — западный макросклон, сухая кустарничково-злаковая тундра; единично.

S. shwerinii E. Wolf. — вершинное плато, стланиковые заросли, несколько угнетенных экземпляров.

S. sphenophylla A. Skvorts. — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли, кустарничковые тундры; обычно.

* *S. udensis* Trautv. et Mey. — вершинное плато, ерник разнотравно-кустарничково-моховый; несколько угнетенных экземпляров.

* *Betula divaricata* Ledeb. — вершинное плато, склоны; один из доминантов, образующих стланиковые заросли.

* *B. exilis* Sukacz. — вершинное плато, горные кустарничковые тундры; обычно.

B. lanata (Regel) V. Vassil. — 2 экземпляра кустовидной формы на вершинном плато.

Dushekia fruticosa (Rupr.) Pousar — вершинное плато, склоны; один из доминантов, образующих стланиковые заросли.

Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem. — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

Rumex aquaticus L. — юго-западный склон, злаково-разнотравный луг; редко.

* *Polygonum riparium* Georgi — восточный макросклон, юго-западный склон, вейниковые заросли, несомкнутое разнотравье на щебнистом склоне; изредка.

P. tripterocarpum A. Gray — повсеместно по склонам и на плато.

* *P. viviparum* L. — по склонам, разнотравно-вейниковые сообщества, несомкнутое разнотравье на щебнистом склоне; нередко.

Chenopodium album L. — разнотравно-злаковые и вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; нередко.

Atriplex gmelinii C. A. Mey. — вейниково-разнотравные склоны и вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; нередко.

Stellaria ruscifolia Pall. — приморские скалы и щебнистые склоны, обычно.

* *Cerastium arvense* L. — вершинное плато, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; изредка.

C. beeringianum Cham. et Schlecht. — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — южная оконечность острова, разнотравная луговина; единично.

* *Silene repens* Patr. — склоны, сухие ксерофитные, разнотравно-злаковые и вейниковые сообщества; нередко.

Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel — восточный макросклон, несомкнутое разнотравье на щебнистом склоне; изредка.

Coptis trifolia (L.) Salisb. — вершинное плато, стланиковые заросли; изредка.

* *Aconitum productum* Reichenb. — восточный макросклон, кустарничково-моховый кедровник; редко.

Anemonastrum sibiricum (L.) Holub — вейниково-разнотравные и разнотравно-злаковые сообщества по склонам; обычно.

Ranunculus monophyllus Ovcz. — терраса восточного макросклона, разнотравно-осоково-моховая тундра; редко.

Thalictrum kemense (Fries) Koch — южная оконечность острова, разнотравно-злаковые луга, вейниково-разнотравные заросли; нередко.

++ *Papaver ochotense* Tolm. (= *P. microcarpum* DC. subsp. *ochotense* (Tolm.) Tolm.) — тундра.

P. radicatum Rottb. — восточный макросклон, сухие ксерофитные и разнотравно-вейниковые сообщества; изредка.

Corydalis magadanica A. Khokhr. — разнотравно-злаковые и щебнистые склоны; нередко.

Cardamine trifida (Poir.) B. M. G. Jones — юго-западный склон, вейниково-разнотравные заросли; единично.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — вершинное плато, вейниковые заросли по краю птичьих базаров; единично.

* *Erysimum hieracifolium* L. — сухие ксерофитные и вейниковые сообщества по склонам; нередко.

Descurainia sophioides (Fisch ex Hook.) Schulz — восточный макросклон, разнотравно-осоковая луговина; изредка.

Draba hirta L. — приморские склоны и скалы, вейниковые заросли, несомкнутое разнотравье; нередко.

D. nemorosa L. — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

Cochlearia officinalis L. — приморские скалы и склоны; нередко.

* *Sedum cyaneum* Rudol — повсеместно по приморским склонам и скалам.

S. kamtschaticum Fisch. — южная оконечность острова, разнотравно-злаковый луг; редко.

* *Saxifraga derbekii* Sipl. — повсеместно по склонам и скалам.

* *Spiraea stevenii* (Schneid.) Rydb. — вершинное плато, склоны, стланики, вейниково-кустарничковые, вейниково-разнотравные заросли; обычно.

Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rudb. — юго-западный и восточный склоны, разнотравно-злаковые и разнотравные сообщества; нередко.

Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem. — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли; нередко.

Rubus arcticus L. — вершинное плато, склоны, стланики, разнотравно-осоково-моховая тундра; обычно.

R. chamaemorus L. — вершинное плато, разнотравно-осоково-моховая тундра, стланиковые заросли; нередко.

R. sachalinensis Lev. — восточный макросклон, несомкнутое разнотравье на щебнистом склоне; редко.

Potentilla fragiformis Willd. ex Schlecht. — повсеместно по приморским склонам и скалам.

P. rupifraga Khokhr. — восточный макросклон, каменистые осыпи, несомкнутые вейниковые заросли; изредка.

+ *Geum aleppicum* Jacq. — щебнистый склон.

* *Rosa acicularis* Lindl. — склоны, вейниковые, сухие ксерофитные сообщества, разнотравно-злаковые луга; нередко.

R. amblyotis C. A. Mey. — юго-западный склон, вейниково-кустарниковые заросли; редко.

Astragalus alpinus L. — вершинное плато, кустарничковые тундры, щебнистые склоны; нередко.

* *A. frigidus* (L.) A. Gray — вершинное плато, склоны, стланиковые заросли, кустарничковые тундры; обычно.

* *Oxytropis evenorum* Jurtz. et A. Khokhr. — вершинное плато, кустарничковые тундры; изредка.

*, ** *Lathyrus japonicus* Willd. — приморские склоны, скалы; нередко.

L. pilosus Cham. — юго-западный склон, разнотравно-злаковый луг; редко.

Geranium erianthum DC. — повсеместно по склонам и на вершинном плато.

Empetrum sibiricum V. Vassil. — вершинное плато, склоны, стланиковые и вейниковые заросли, один из доминантов в горных кустарничковых тундрах; обычно.

Viola biflora L. — терраса восточного макросклона, разнотравно-осоково-моховая тундра; изредка.

Chamerion angustifolium (L.) Holub — повсеместно по склонам и на плато; один из доминирующих видов.

Ligusticum hultenii Fern. — повсеместно по склонам и скалам.

Tilingia ajanensis Regel et Til. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, стланики; обычно.

Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen. — повсеместно по склонам и на плато.

Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, стланиковые и вейниковые заросли; обычно.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — вершинное плато, горные кустарничковые тундры, стланиковые заросли; обычно.

L. palustre L. — вершинное плато, склоны, стланиковые и вейниково-кустарничковые заросли; обычно.

Rhododendron aureum Georgi — вершинное плато, склоны, кедровые и ольховые стланики; обычно.

* *R. camtschaticum* Pall. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, стланики, вейниково-кустарничковые заросли; обычно.

Phyllodoce caerulea (L.) Bab. — вершинное плато, кустарничковые тундры, стланики; изредка.

* *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. — вершинное плато, горные кустарничковые тундры; изредка.

Arctous alpina (L.) Neidenzu — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры и стланиковые заросли; обычно.

Vaccinium vitis-idaea L. — повсеместно по склонам и на плато, один из доминирующих видов.

V. uliginosum L. — вершинное плато, склоны, стланики, кустарничковые тундры, вейниковые заросли; обычно.

Androsace septentrionalis L. — южная оконечность острова, вейниково-разнотравные сообщества на щебнистом склоне; редко.

Trientalis europaea L. — повсеместно по склонам и на плато.

Gentianella auriculata (Pall.) Gill. — приморские скалы и склоны; изредка.

* *Myosotis stenophylla* Knaf — повсеместно по склонам; обычно.

Pedicularis resupinata L. — вершинное плато, стланики, вейниково-разнотравные заросли; изредка.

P. labradorica Wirsing — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, стланики; нередко.

P. verticillata L. — вершинное плато, склоны, кустарничковые тундры, стланиковые и вейниковые заросли; обычно.

Galium boreale L. — вершинное плато и склоны, стланиковые и вейниковые заросли, разнотравно-злаковый луг; обычно.

* *Linnaea borealis* L. — вершинное плато, склоны, стланики, горные кустарничковые тундры; обычно.

Lonicera edulis Turcz. ex Freyn — вершинное плато, вейниково-кустарничковый ольховник; единично.

Astrocodon expansus (J. Rudolph) Fedorov — приморские скалы и щебнистые склоны, стланиковые заросли на вершинном плато; обычно.

* *Campanula langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey. — склоны, сухие ксерофитные, разнотравно-злаковые и вейниковые сообщества; обычно.

C. lasiocarpa Cham. — западный макросклон, разнотравно-моховая луговина; редко.

Achillea alpina L. — разнотравно-злаковые, вейниково-разнотравные и щебнистые склоны; нередко.

Arctanthemum arcticum (L.) Tzvel. — повсеместно по склонам и на плато.

+ *Dendrantema hultenii* (A. et D. Löve) Tzvel (= *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare* (Hult.) Tzvel.) — галечник.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC. — разнотравно-злаковые, вейниково-разнотравные и щебнистые склоны; нередко.

Artemisia arctica Less. — повсеместно по склонам и на плато.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

Cacalia hastata L. — приморские скалы и щебнистые склоны, вейниковые заросли по скалам птичьих базаров; обычно.

++ *Senecio congestus* (R. Br.) DC. — щебнистый склон.

S. integrifolius (L.) Clairv. — сухие ксерофитные и вейниковые сообщества по щебнистым склонам; изредка.

S. pseudoarnica Less. — приморские скалы и склоны; нередко.

Saussurea nuda Ledeb. — юго-западный склон, разнотравно-злаковый луг; редко.

Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb. — восточный макросклон, сухие ксерофитные сообщества; единично.

Lactuca sibirica (L.) Maxim. — восточный склон, юго-западный склон, разнотравно-злаковый луг, вейниково-разнотравные сообщества; нередко.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — повсеместно по приморским скалам и склонам; обычно.

++ *T. ochotense* Worosch. — щебнистый склон.

Taraxacum sp. — западный макросклон, щебнистые склоны; редко.

Таким образом, на о-ве Умара обнаружен 151 вид сосудистых растений. Кроме того, Я. Л. Пааль (1991) (Институт зоологии и ботаники Эстонии) приводит в своем списке следующие 10 видов, не собранных нами в 1992—1993 гг., нахождение которых на острове очень маловероятно. (В его списке из 174 видов сосудистых растений п-ова Кони 48 собраны на о-ве Умара).

Соотношение видов крупнейших семейств и родов
во флоре о-ва Умара (Охотское море)

Семейства	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	Роды	Число видов	% от общего числа видов
Poaceae	24	16.0	9	*Poa*	10	6.6
Asteraceae	15	9.9	10	*Carex*	5	3.3
Rosaceae	11	7.2	7	*Salix*	5	3.3
Ericaceae	9	6.0	6	*Luzula*	4	2.6
Brassicaceae	7	4.6	6	*Equisetum*	3	2.0
Caryophyllaceae	6	4.1	5	*Festuca*	3	2.0
Cyperaceae	5	3.3	1	*Betula*	3	2.0
Liliaceae	5	3.3	4	*Polygonum*	3	2.0
Salicaceae	5	3.3	1	*Rubus*	3	2.0
Ranunculaceae	5	3.3	5	*Pedicularis*	3	2.0
Fabaceae	5	3.3	3			
Всего в 11 семействах	97	64.2	57	Всего в 10 родах	42	27.8

Trisetum litorale (Rupr. ex Roshev.) Czer. — вид, близкий к *T. sibiricum*, но, согласно «Сосудистым растениям советского Дальнего Востока» (1985—1991), в Охотии не отмечен.

Salix abscondita Laksch.

Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill — на побережье Охотского моря западная граница ареала проходит по р. Парень, т. е. более чем в 600 км к востоку от о-ва Умара.

Sedum middendorfianum Maxim. — вид, обычный в континентальных районах области.

Potentilla asperrima Turcz. — в Магаданской обл. отмечен только в континентальных районах Колымы.

Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm. — во флоре области отсутствует, вид известен с Южного Сахалина и Курил.

Campanula rotundifolia L. — вероятно, имеется в виду *C. langsdorffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey. (Ворошилов, 1982).

C. turczaninovii Fed. — кальцефильный вид, отмеченный в верховьях Колымы.

Achillea macrocephala Rupr. — во флоре Магаданской обл. отсутствует, вид распространен на севере Камчатки.

Artemisia globularia Bess. — произрастает только на Чукотке.

Итак, во флоре о-ва Умара насчитывается 151 вид сосудистых растений, относящихся к 96 родам и 38 семействам (пропорции флоры 38 : 96 : 151, или 1 : 2.5 : 4.0). В изучаемой флоре преобладают покрытосеменные, они составляют 92.7% (140 видов) от всей флоры, в том числе однодольные — 25.8% (39 видов), двудольные — 66.9% (101 вид). Спектры ведущих семейств и родов представлены в таблице. Расположение первых ведущих семейств в таблице отличается от их типичного распределения в бореальных флорах. Нахождение *Cyperaceae* на 7—11 местах связано с отсутствием на острове необходимых экотопов; выход *Ericacaea* на 4-е место, вероятно, обусловлен эффектом островного положения территории (на о-ве Спафарьева (Охотское море) *Ericaceae* выходит на 5-е место (Кузнецова, Беркутенко, 1994)). Однако подробный анализ флоры о-ва Умара с учетом влияния эффекта инсуляризации на распределение ведущих таксонов возможен только после проводимого сейчас детального изучения флоры п-ова Кони.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беркутенко А. Н. Крестоцветные Колымского нагорья. Владивосток, 1983. 164 с.

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Магадан, 1987. 74 с.

Беркутенко А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Вып. 1. Североохотская часть. Магадан, 1989. 57 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Голубова Е. Ю., Беркутенко А. Н. Флора и растительность острова Талан (Охотское море) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1302—1309.

Кожевников Ю. П., Хохряков А. П. К флоре полуострова Кони // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, 1976. С. 53—63.

Кузнецова М. Г., Беркутенко А. Н. Флора и растительность острова Спафарьева (Охотское море) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 84—95.

Пааль Я. Список сосудистых растений // А. Лейто, Р. Мянд, Я. Пааль и др. Исследования экосистем полуострова Кони, Магаданский заповедник. Таллин, 1991. С. 24—40.

Реутт А. Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 257—299.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—5. Л., 1985—1991.

Хохряков А. П. О некоторых флористических границах в Магаданской области // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Матер. симп. Владивосток, 1971. Т. 2. С. 159—164.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 396 с.

Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Berkutenko A. N., Drovetskaja R. N. Flora and vegetation of Nedorasumenia island // Journ. Ontario Rock Gard. Soc. 1993. October. P. 71—72.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 14 IV 1994

SUMMARY

The description of vegetation and the list of vascular plants of Umara island are given. The island is situated in the Tauysk bay of the Okhotsk sea, its area being 0.2 square km. 151 species of vascular plants were discovered on the island. Information about the occurrence and ecology of each species is given. Continental species *Arabidopsis bursifolia* (DC.) Botsch. has been found in the Okhotsk sea area for the first time.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998 (479.22)

М. К. Кимеридзе

О НОВОМ ВИДЕ РОДА *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*)

M. K. KIMERIDZE. ON A NEW SPECIES OF THE GENUS *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*)

Приведено описание нового вида *Centaurea kimeridzei* из Восточной Грузии.

Centaurea kimeridzei M. Kimer. sp. nov. (Subgen. *Acrolophus* (Cass.) Dobrocz).

Planta biennis; caulis erectus, 50—80 cm altus, costato-sulcatus, inferne araneoso-lanatus, superne ad costas scabriusculus, a medio paniculato-ramosus; folia subaraneosa, radicalia necnon caulina inferiora petiolata, bipinnatisecta, cetera sessilia, lacinulae terminales lineares vel angusto-lineares, folia suprema integra anguste linearia. Calathidia apice ramorum solitaria, involucri late ovoidei 9—14 mm lg., 7—12 mm lt. phylla exteriora late-ovata 3—7 mm lg., 1—4 mm lt., trinervia, media oblongo-ovata, interiora oblonga, appendices phyllorum exteriorum mediorumque triangularas, apice subfuscatae, margine regulariter fimbriatae, fimbrillis numerosis longis subcoloratis, 2—3 mm lg., appendices phyllorum interiorum minutae ellipticae, membranaceae, corolla rosea, florum marginalium 15—18 mm lg.; achenia oblonga, pilosiuscula 3—4 mm lg., 1.5—2 mm lt.; pappus albus, 2.5—5 mm lg., achenio sublongior.

Hebitat in declivibus siccis inter frutices tragacanthaceos cum variiherbeto xerophytico.

Typus: Georgia, Distr. Kaspi, prope pag. Grakali, locus Mlache Chevi, 14 VIII 1992, leg, M. Kimeridze (TGM, isotypi TBI).

Affinitas. A *C. arenaria* Bieb. calathidiis majoribus, involucris late ovoideis, appendicibus eorum phyllorum exteriorum mediorumque triangularibus margine fimbrillis numerosis, longis subcoloratis ornatis manifeste differt.

Nomen speciei in memoriam botanici Kukuri Kimeridze herbarium Musaei Georgiae Acad. Sci. Georgiae per multos annos curantis datum est.

Растение двулетнее; стебель прямостоячий, 50—80 см выс., гранисто-бороздчатый, в нижней части негусто паутинисто-шерстистый, в верхней по граням мелко шероховато опушенный, от середины метельчато-ветвистый. Листья слабо паутинисто-опушенные; прикорневые и нижние стеблевые листья черешковые, дважды перисторассеченные: средние и верхние листья сидячие, конечные дольки линейные или узколинейные; верхушечные листья цельные, узколинейные. Корзинки одиночные, расположенные на концах слабо олиственных ветвей: обертка широкояйцевидная, 9—14 мм дл., 7—12 мм шир.; наружные листочки обертки широкояйцевидные, 3—7 мм дл., 1—4 мм шир., с 3 жилками; средние продолговато-яйцевидные; внутренние продолговатые; придатки наружных и средних листочков обертки треугольные, по краю правильно бахромчатые, на верхушке слегка буроватые, с многочисленными длинными, слегка окрашенными бахромками, 2—3 мм дл.; придатки внутренних листочков обертки маленькие, эллиптические, пленчатые; венчик розо-

вый, у краевых цветков 15—18 мм дл.; семянки продолговатые, 3—4 мм дл., 1.5—2 мм шир., мелковолосистые, с хохолком. Хохолок белый, немного длиннее семянки, 2.5—5 мм дл.

Тип: Грузия, район Каспи, близ сел. Гракали, ущелье Млаше Хеви, 14 VIII 1992, М. Кимеридзе (TGM, изотип TBI).

Родство. От *C. arenaria* Bieb. отличается крупными корзинками, широкояйцевидной оберткой, придатками наружных и средних листочков обертки по краю с многочисленными длинными, слегка окрашенными бахромками.

Вид назван в память о ботанике Кукури Кимеридзе, многие годы заведовавшем Гербарием Музея Грузии АН Грузии.

Вид описан из центральной части Восточной Грузии, с южного макросклона Квернакской гряды (ущелье Млаше Хеви), где произрастает на высоте 650 м над ур. м. на холмах, в трагакантниках с ксерофильным разнотравьем. Вместе с *C. kimeridzei* нами отмечены следующие виды: *Astragalus microcephalus* Willd., *Stachys fruticulosa* Bieb., *Sosnowskya amblyolepis* (Ledeb.) Takht., *Thesium arvense* Horvátovszky (*T. ramosum* Hayne), *Stizolophus coronopifolius* (Lam.) Cass., *Bupleurum exaltatum* Bieb.

Институт ботаники
им. Н. Н. Кецховели АН Грузии
Тбилиси

Получено 28 X 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.293.346 (470.21)

Т. А. Дудорева

НАХОДКИ *CLADONIA LUTEOALBA* И *C. NORVEGICA* (*CLADONIACEAE*, *LICHENES*) В РОССИИ

T. A. DUDOREVA. RECORDS OF *CLADONIA LUTEOALBA* AND *C. NORVEGICA* (*CLADONIACEAE*, *LICHENES*) IN RUSSIA

Приведены данные о морфологии, таксономии и распространении в России 2 видов лишайников — *Cladonia luteoalba* и *C. norvegica*.

В ходе обработки лишайников рода *Cladonia* Мурманской обл. выявлены новый для России вид — *C. norvegica* Tonsb. et Holien — и новый для европейской части России вид — *Cladonia luteoalba* Wheldon et A. Wilson из секции *Cocciferae* (Del.) Evans, подсекции *Ochroleucae* (Fr.) Matt. (Авторы приводятся по сводке R. Santesson, 1993).

Cladonia luteoalba

Для территории бывшего СССР вид упоминался с п-ова Таймыр (Пийн, 1984). Несмотря на то что впервые *C. luteoalba* был описан еще в 1907 г. из Англии (по: Ahti, 1993), сообщения о его нахождениях в других странах стали появляться значительно позднее (Osthagen, 1972; Stenroos, 1990). Очевидно, вид пропускали, поскольку *C. luteoalba* встречается обычно в виде стерильных слоевищ с не характерным для кладоний обликом паутинистых базальных чешуек, подеции отсутствуют или имеют очень мелкие размеры. Не следует исключать и редкость распространения вида.

Существуют различные мнения относительно загадочного лишайника *C. luteoalba* (Stenroos, 1990): одни исследователи предполагают паразитизм двух микобионтов на одном фитобионте, другие считают, что это вообще не самостоятельный вид лишайника, а заболевание другого лишайника, вызывающее увеличение базальных чешуек и образование паутинистого слоя. Однако большинство лихенологов признают *C. luteoalba* самостоятельным видом.

Слоевища, а точнее базальные чешуйки *C. luteoalba*, часто поселяются на первичном слоевище, боковых стенках подециев, краях сциф *C. coccifera* (L.) Willd. и *C. metacorallifera* Asah. Развитые подеции, широкие сцифы, красные апотеции упомянутых кладоний принимались лихенологами за слоевища *C. luteoalba*. Первоначально *C. luteoalba* относили к подсекции *Stramineoflavidae* Vain. (Osthagen, 1972; Трасс, 1978). Более поздние исследования показали, что апотеции и пикнидии у *C. luteoalba* бледно-коричневые, родокладоновая кислота, обусловливающая красный цвет апотециев, отсутствует, поэтому на основании морфологических и химических признаков вид переведен в подсекцию *Ochroleucae* (Stenroos, 1990).

Учитывая скудость имеющихся сведений о *C. luteoalba* в отечественной литературе, а также появившиеся в последнее время новые данные, в том

числе и наши, о его морфологии, считаем целесообразным привести полную характеристику вида.

Базальные чешуйки довольно крупные, округлые и удлиненные, 2—8 (12) мм шир., 6—12 (18) мм дл., цельные неправильно городчатые или глубоко рассеченные, приподнимающиеся, с завернутыми наверх краями, верхняя сторона зеленоватая, грубо ареолированная, нижняя сторона имеет желтые оттенки, рыхлая, паутинистая, состоящая из коротких гиф (под ней располагаются белые сердцевинные гифы). Эта паутинистая структура, видимая уже под лупой, является хорошим отличительным признаком вида, однако невооруженным глазом ее можно не увидеть, приняв за соредиозный слой. Подеции образуются очень редко, мелкие, 2—3 мм выс., без сциф или с неясными, узкими сцифами, поверхность подециев бескоровая, покрыта тонким желтоватым паутинистым слоем гиф, похожим на структуру нижней поверхности базальных чешуек. Апотеции и пикнидии коричневатые.

В наших образцах у растений базальные чешуйки 2—3 мм дл., округлые и удлиненные, с заворачивающимися наверх и внутрь краями, цельные или неглубоко рассеченные. Цвет паутинистой нижней поверхности чешуек от бледно-желтого до лимонно-желтого. Подеции единичные, черноватые, бескоровые, с тонким беловатым паутинистым налетом, со сцифовидными коричневатыми верхушками. Апотеции и пикнидии не отмечены.

Цвет слоевища от Pd не изменяется. *C. luteoalba* — один из самых химически вариабельных видов секции *Cocciferae* (Huovinen et al., 1989; Stenroos, Ahti, 1992), имеет 5 хемотипов, содержащих в различных вариантах следующие вторичные лишайниковые вещества: зеорин, усниновую, порфириловую, скваматовую, дидимовую, барбатовую, фумарпротоцетраровую кислоты, а также некоторые их производные.

К сожалению, у нас нет возможности проводить анализы методом тонкослойной хроматографии, поэтому мы можем только косвенно судить о составе вторичных лишайниковых веществ по реакции с Pd и флюоресценции (UV) при 254 нм. У мурманских образцов сердцевина от Pd тоже не изменяется, тогда как флюоресцируют по-разному: у хибинского образца она отсутствует (UV—), поэтому здесь наиболее вероятен хемотип с зеорином, дидимовой или барбатовой кислотой; лапландский образец интенсивно флюоресцирует (UV ++), и, очевидно, в данном случае это хемотип со скваматовой кислотой.

Обычное местообитание *C. luteoalba* — скалы, горные и равнинные тундры, включая растительные сообщества мест с поздно тающим снегом, однако вид может быть встречен в лесных фитоценозах. Растет на мхах, лишайниках, растительных остатках, на тонком слое почвы.

Общее распространение. Европа: Великобритания, Фенноскандия, Исландия, Австрия, Россия (Кольский п-ов); Азия: Россия (п-ов Таймыр), Индия, Китай, Япония; Северная Америка: Канада, США, включая Аляску; Южная Америка: Чили, Фолклендские о-ва.

Исследованные образцы. Мурманская обл.: Хибины (заповедная территория Полярно-альпийского ботанического сада, гора Тахтарвумчорр, кустарничково-лишайниковая тундра, на высоте примерно 700 м над ур. м., на мхах, стерильный, среди *C. coccifera, C. macrophylla* (Schaer.) Stenh., *C. amaurocraea* (Flk.) Schaer. и *C. pyxidata* (L.) Hoffm., № 6, 1991, Т. Дудорева); Лапландский заповедник (горный массив Чуна-тундра, гора Ельнюнчорр, кустарничковый ельник, примерно 150 м над ур. м., на замшелом валуне, на мхах и подециях *C. metacorallifera*, стерильный, № 137, 1966, Х. Авдымуратова, А. Домбровская). Finland, Inari Lapland, Utsjoki: ca. 5 km SW of Kevo Research Station, Konkaanpahta, 150 m alt., on seepage cliff, 1974, Ahti, 29729. Norway, Oppland, Oystre Slidre: N of Bygdin, Valdresflya, 1390—1460 m alt., boulder-strewn *Juncus trifidus* heaths and snowbeds, 1985, Stenroos, 1910.

Вид был описан из Норвегии сравнительно недавно (Tonsberg, Holien, 1984). Так как в отечественной литературе этот вид еще не упоминался, приводим полное его описание, основанное на литературных источниках и на данных наших исследований.

Базальные чешуйки не исчезают, иногда частично распадаются на соредии, сверху зеленоватые, снизу беловатые, округлые или удлиненные, 2—4 мм в диам., приподнимающиеся и с завернутыми внутрь краями, мелкогородчатые или глубоко рассеченные, иногда коралловидные, несоредиозные или с соредиями на нижней стороне. Подеции многочисленные, прямые, 1.5—3(4) см выс., 0.5—2 мм толщ., зеленоватые или беловато-серые, цилиндрические, редко со сцифами, простые, реже неправильно разветвленные, обычно без филлокладиев, с мучнистыми соредиями, фертильные подеции иногда частично покрыты коровым слоем под апотециями. Апотеции одиночные или слившиеся на верхушках подециев, светло-коричневые, восковые, 1—2 (6) мм в диам. Пикнидии коричневые на верхушках подециев, иногда на коротких ножках. Кроме того, обнаружен (Ruoss et al., 1987; Kuusinen et al., 1989) дополнительный характерный признак, видимый невооруженным глазом, — мелкие ярко-красные пятна, довольно часто образующиеся на базальных чешуйках и стенках подециев. Красный цвет пятен обусловлен наличием родокладоновой кислоты. Следует отметить, что эта кислота не типична для видов подсекции *Ochroleucae* и локализуется только вокруг полости, в которой обитает лишайниковый клещ. По мнению E. Timdal (1989), в данном случае родокладоновая кислота является защитным средством лишайника от повреждений.

Цвет слоевища от Pd не изменяется; содержит барбатовую и 4—0-диметилбарбатовую кислоты.

У наших образцов подеции 0.3—1 см выс., простые, цилиндрические, редко с узкими мелкими сцифами, обычно стерильные, иногда с бледно-коричневыми апотециями, одиночными или слившимися. Красные пятна в виде точек, реже более крупные, расплывшиеся встречаются не всегда. Цвет слоевища от Pd не изменяется.

C. norvegica, как правило, просматривается из-за своих мелких размеров. По внешним признакам вид похож на *C. coniocraea* (Flk.) Spreng., с которым часто вместе растет. При отсутствии красных пятен различить эти виды можно по более коротким подециям *C. norvegica* и по реакции с Pd (слоевище *C. coniocraea* от Pd краснеет). Подеции близкого вида *C. bacilliformis* (Nyl.) Gluck. более густо покрыты соредиями и синтезируют усниновую кислоту, которая придает слоевищу желтый цвет. Интересно отметить, что только эти 2 вида из подсекции *Ochroleucae* могут вырабатывать кристаллы родокладоновой кислоты в местах локализации клещей, хотя последние обитают и на других кладониях (*C. coniocraea, C. digitata* (L.) Hoffm., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. bellidiflora* (Ach.) Schaer.). Возможно, в данном случае проявляется утраченная ранее способность видов этой подсекции образовывать красные апотеции, что косвенно свидетельствует об их близости к подсекции *Cocciferae* (Timdal, 1989).

C. norvegica обычен для ненарушенных еловых лесов, но может быть найден в молодых лесах во влажных и затененных местах обитания. Из сопутствующих видов отмечены *C. coniocraea, C. cenotea, C. bacilliformis, C. digitata.*

Субокеанический вид.

Общее распространение. Европа: Италия, Польша, Германия, Австрия, Россия (Кольский п-ов); Азия: Япония; Северная Америка: Западная Канада, Аляска; Южная Америка: Аргентина; Африка: о-в Мадейра.

Исследованные образцы. Мурманская обл.: Колвицкий заказник (берег оз. Большое Глубокое, влажный первичный мохово-кустарничковый

ельник, на замшелой гниющей березовой коре, фертильные и стерильные слоевища, № 35, 1993, Т. Дудорева); к югу от Хибин (район известкового завода, кустарничковый ельник, на замшелой гниющей еловой коре, фертильные и стерильные слоевища, № 195, 1961, А. Домбровская). Finland. Etela Hame, Lammi: on dead trunk of *Picea* in shady habitat, rather copious, 1987, Kuusinen, 1149; Varsinais-Suomi, Lohjan kunta: steep N slope, on fallen dry *Picea*, half-shady habitat, copious, 1987, Kuusinen, 903; Kainuu, Vuolijoki: Saaresmaki, along creek Kaannosjoki, 195 m, moist brookside forest, at base of *Betula pubescens*, 1989, Ahti, 48407, Kuusinen.

В заключение автор выражает глубокую благодарность Dr. T. Ahti и Dr. O. Vitikainen из Хельсинкского университета за предоставленные образцы, а также Dr. T. Ahti и сотрудникам Полярно-альпийского ботанического сада Н. А. Константиновой и В. А. Костиной за ценные замечания.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пийн Т. Х. Флора и распространение напочвенных лишайников южных тундр Таймыра // Флора и группировки низших растений в природных и антропогенных экстремальных условиях среды. Таллин, 1984. С. 134—172.

Трасс Х. Х. *Cladonia luteoalba* Wils. et Wheld. // Определитель лишайников СССР. Л., 1978. Вып. 5. С. 25—26.

Ahti T. Names in current use in the *Cladoniaceae* (lichenforming *Ascomycetes*) in the ranks of genus to variety // Regnum Vegetabile. 1993. Vol. 128. P. 58—166.

Huovinen K., Ahti T., Stenroos S. The composition and contents of aromatic lichen substances in *Cladonia*, section *Cocciferae* // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 140—141.

Kuusinen M., Stenroos S., Ahti T. *Cladonia norvegica* and *C. incrassata* in Finland // Graphis Scripta. 1989. Vol. 2. N 4. P. 128—133.

Osthagen H. The chemical strains in *Cladonia luteoalba* Wils. et Wheld. and their distribution // Norw. J. Bot. 1972. Vol. 19. P. 37—41.

Ruoss E., Mayrhofer H., Ponogratz W. Eine Rentier- und eine Becherflechte, neu für die Steiermark // Mitt. Naturwis. 1987. Vol. 117. P. 105—110.

Santesson R. The lichenes and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

Stenroos S., Ahti T. The lichen family *Cladoniaceae* in the Falkland Islands // Ann. Bot. Fenn. 1992. Vol. 29. P. 67—73.

Stenroos S. *Cladonia luteoalba* — an enigmatic *Cladonia* // Karstenia. 1990. Vol. 30. N 1. P. 27—32.

Timdal E. The production of rhodocladonic acid in *Cladonia bacilliformis* and *C. norvegica* triggered by the presence of a lichenicolous mite // Graphis Scripta. 1989. Vol. 2. N 4. P. 125—127.

Tonsberg T., Holien H. *Cladonia* (sect. *Cocciferae*) *norvegica*, as new lichen species // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N 1. P. 79—83.

Полярно-альпийский ботанический
сад-институт КФ РАН
Кировск

Получено 20 VI 1994

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 576.312.37 : 634.0.165.4

Е. Н. Муратова

МЕТОДИКИ ОКРАШИВАНИЯ ЯДРЫШЕК ДЛЯ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ХВОЙНЫХ

E. N. MURATOVA. NUCLEOLUS STAINING METHODS FOR KARYOTYPE ANALYSIS OF CONIFERS

Представлены две методики для окрашивания ядрышек в интерфазных ядрах. Эти методики дают хорошие результаты и могут быть рекомендованы для использования в кариологическом анализе хвойных.

Со времени опубликования Л. Ф. Правдиным со соавт. (1972) методики кариологического анализа хвойных прошло более 20 лет, которые были периодом интенсивных цитогенетических исследований. Это способствовало разработке новых методик для различных групп растений, в том числе и хвойных.

Для развития кариологии требуется усовершенствование методов кариологического анализа. Кроме традиционных методов, которые включают в себя определение числа хромосом, изучение их морфологии, измерение хромосом, в цитогенетических исследованиях часто применяется определение числа ядрышек в интерфазных ядрах в качестве дополнительной характеристики кариотипа. Образование ядрышек связано с функционированием определенных локусов хромосом — ядрышковых организаторов, расположенных в районах вторичных перетяжек и в некоторых других районах хромосом (Кикнадзе, 1972). Число ядрышек, образующихся в телофазе митоза, соответствует числу нуклеолярных хромосом. Определить число ядрышкообразующих хромосом также можно, выявив максимальное количество ядрышек в интерфазных ядрах.

В работах разных авторов предлагается несколько методов окрашивания ядрышек в интерфазных ядрах покрытосеменных растений (Rattenbury, 1952; Tanaka, 1961; Fernandez-Gomez et al., 1969; Ghosh, 1974, 1976; Egedova, 1978; Murin, Vachova, 1978; Hizume et al., 1980; David, 1983; George, Prakash, 1984, и др.). Между тем для большей части разработанных для травянистых растений методик применительно к хвойным требуется модификация в связи с особенностями объектов. К тому же при работе с хвойными многие методики не позволяют получить препараты высокого качества с хорошей окраской. В процессе кариологического анализа хвойных нами было использовано и модифицировано несколько методик, которые могут быть рекомендованы для определения числа ядрышек.

1. Окрашивание ядрышек ацетогематоксилином (модификация методики J. Rattenbury (1952))

Семена проращивают в чашках Петри при температуре 24—26 °С, оптимальной для большинства хвойных. Затем материал фиксируют в спирто-

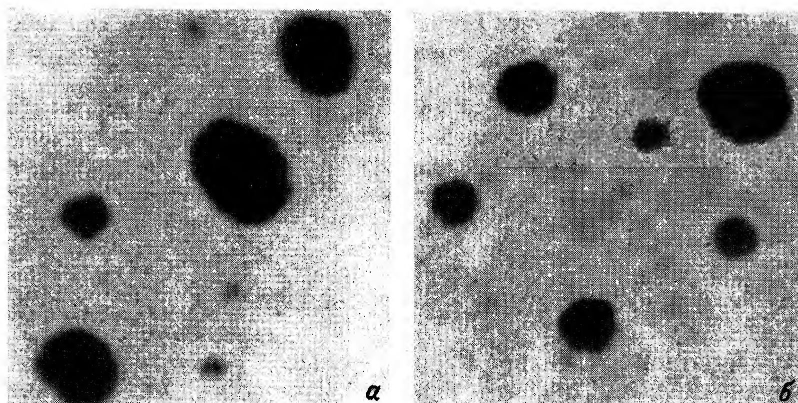


Рис. 1. Ядрышки в интерфазных ядрах *Pinus pumila* (*а, б*).
Окраска ацетогематоксилином после фиксации по методу Rattenbury (1952). Об. 90х, ок. 10х.

во-формалиновой смеси (2 части 96%-го этилового спирта и 1 часть 16%-го формалина — 40% от продажного), к которой добавляют ледяную уксусную кислоту (ее часть составляет 5% от общего количества фиксатора). Ткани фиксируют в течение 12—24 ч. Затем приступают к окрашиванию. Если материал необходимо сохранить, то его следует поместить в 70%-й спирт. Однако хранить более 2 недель не рекомендуется, так как это приводит к резкому ухудшению качества окрашивания.

Перед окрашиванием проводят длительный гидролиз в 1 н. соляной кислоте при 60 °С. Длительность гидролиза должна быть не менее 2 ч, иначе ткани будут слишком жесткими и материал может не раздавиться. Оптимальные результаты были получены при длительности гидролиза 2—4 ч. После гидролиза материал необходимо промыть водой 3—4 раза.

Ядрышко по сравнению с другими компонентами клетки характеризуется как самая плотная структура с наиболее высокой концентрацией РНК и с чрезвычайно высокой активностью синтеза РНК. В среднем на долю РНК приходится около 10% всей массы ядрышка (от 4 до 20% у разных объектов). Кроме того, в ядрышках содержатся белки нескольких типов — кислые фосфопротеиды и основные белки негистонового типа (Ченцов, 1984). После

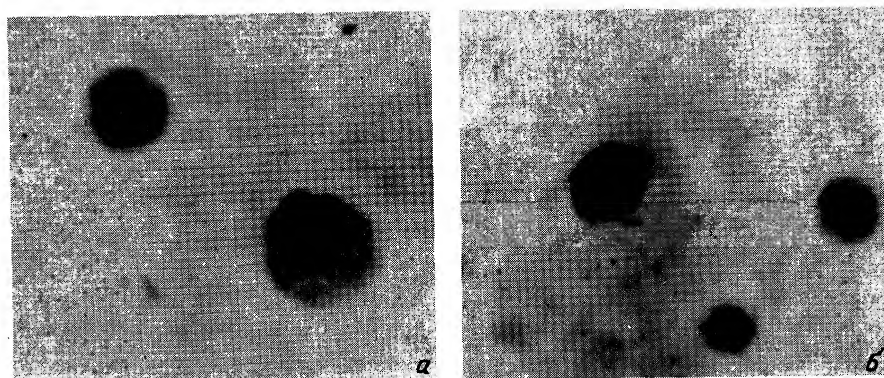


Рис. 2. Ядрышки в интерфазных ядрах *Larix sukaczewii* (*а, б*).
Окраска ацетогематоксилином после фиксации по методу Rattenbury (1952). Об. 90х, ок. 10х.

гидролиза в соляной кислоте все структуры окрашиваются очень слабо, кроме ядрышка, которое окрашивается хорошо за счет содержания РНК и высокой плотности (Rattenbury, 1952).

В качестве красителя Rattenbury (1952) рекомендует использовать ацетокармин. Наши исследования показали, что лучшие результаты получаются при окрашивании 1%-м ацетогематоксилином, приготовленным по методике Ю. А. Смирнова (1968). Для окрашивания гематоксилином материал сначала протравливали железоаммонийными квасцами в течение 15—20 мин. Затем проростки помещали в ацетогематоксилин. При комнатной температуре окрашивание продолжалось 1—2 сут. Для ускорения процесса можно окрашивать материал при температуре 50—60 °C в термостате или над пламенем спиртовки.

Окраска ацетогематоксилином дает большой контраст между светло окрашивающимся ядром и почти черными ядрышками, что особенно важно для микрофотографирования (рис. 1, 2). После окраски готовятся давленые препараты стандартным способом. Контрастность повышается, если материал раздавливать в капле насыщенного раствора хлоралгидрата. На рис. 1, 2 приведены микрофотографии ядрышек кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel и лиственницы Сукачева *Larix sukaczewii* Dylis, окрашенных ацетогематоксилином после фиксации по методу Rattenbury (1952).

2. Окрашивание ядрышек азотнокислым серебром

Этот способ дает очень хорошее окрашивание ядрышек для многих растительных объектов, в том числе и хвойных. Для окрашивания подходит любая концентрация азотнокислого серебра — от 20 до 80%. Повышение температуры способствует более быстрому окрашиванию, поэтому его можно проводить в термостате при температуре от 35 до 60 °C. Чем выше температура и концентрация азотнокислого серебра, тем быстрее и интенсивнее происходит окрашивание. Условия, при которых происходит окрашивание, исследователь должен подобрать экспериментально применительно к каждому объекту.

В качестве фиксатора используется ацетоалкоголь (3 части 96%-го этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Материал можно хранить в холодильнике в течение нескольких месяцев, поместив его в 70%-й спирт. Кроме того, материал можно сохранять в том же фиксаторе.

Можно рекомендовать два варианта этой методики. В первом варианте предполагается приготовление давленого препарата из неокрашенного материала и его последующее окрашивание. Раздавливать материал лучше всего в капле ацетокармина, предварительно подогрев его в ацетокармине над пламенем спиртовки для мацерации. Затем с готового давленого препарата снимают покровное стекло. С этой целью препарат кладут на несколько минут на ровную поверхность сухого льда. Когда покровное стекло замерзнет, его отделяют от предметного лезвием бритвы или скальпелем. Клетки должны остаться на предметном стекле, которое на несколько минут опускают в 96%-й этиловый спирт. После этого препараты можно хранить в течение нескольких месяцев.

Если нет сухого льда, для превращения временных препаратов в постоянные можно использовать жидкий азот. Для этого в сосуды Дьюара с жидким азотом вставляют алюминиевый стержень, имеющий небольшой столик. Столик быстро охлаждается, и на его поверхность кладут препараты. Для окрашивания на воздушно-сухие препараты наносят несколько капель азотнокислого серебра, сверху кладут покровное стекло. Несколько препаратов помещают сначала во влажную камеру для предотвращения их высыхания, а затем в термостат. После окрашивания делают проводку препаратов через 96 и 100%-й этиловый

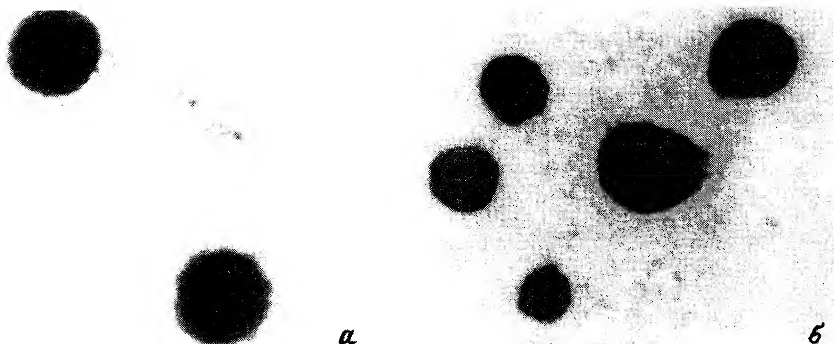


Рис. 3. Ядрышки в интерфазных ядрах *Abies sibirica* (*а*, *б*).
Окраска 50%-м азотнокислым серебром. Об. 90х, ок. 10х.

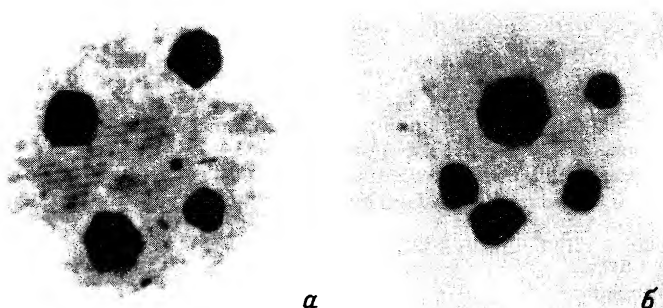


Рис. 4. Ядрышки в интерфазных ядрах *Picea obovata* (*а*, *б*).
Окраска 50%-м азотнокислым серебром. Об. 90х, ок. 10х.

спирт, затем через ксилол и заключают в канадский бальзам, используя чистое покровное стекло.

Второй вариант заключается в окрашивании в азотнокислом серебре целых корней. Для этого корни помещают в азотнокислое серебро, а затем в термостат. Окрашивание материала в течение 3—5 ч 50%-м раствором азотнокислого серебра при температуре 37—40 °С дает хорошие результаты. Через 3 ч цвет ядрышек становится коричневым, через 5 ч — почти черным. При температуре 60 °С оптимальное время окрашивания — 2—3 ч. После окраски кончики корней промывают водой и затем готовят давленый препарат стандартным способом. Раздавливать материал можно в капле хлоралгидрата, 45%-й уксусной кислоты или ацетокармина для усиления контраста. На рис. 3, 4 приведены микрофотографии ядрышек пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., окрашенных 50%-м азотнокислым серебром.

Предложенные методики окрашивания ядрышек использованы при цитологическом изучении многих видов. Во всех случаях были получены хорошие результаты. Они могут быть рекомендованы для кариологического анализа хвойных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. Л., 1972. 211 с.

Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75.

Смирнов Ю. А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 1601—1602.

Ченцов Ю. С. Общая цитология. М., 1984. 350 с.

David K. K. E. Observations on the nucleolus and nucleolar organizing regions (NORs) by silver staining in higher plants // Kew Chromosome Conf. George Allen and Unwin, London, Sydney / Ed. by P. E. Brandham, M. D. Bennett. 1983. Vol. 2. P. 337.

Egedova V. Staining of nucleoli and of nucleolic substance during the differentiation of nucleoli by help of $AgNO_3$ // Physiol. Plant. 1978. Vol. 14. P. 117—120.

Fernandez-Gomez M. E., Stockert J. C., Lopez-Saez J. E., Gimenez-Martin G. Staining of plant nucleoli with $AgNO_3$ after formalin-hydroxyquinone fixation // Stain Technol. 1969. Vol. 44. N 1. P. 48—49.

George K., Prakash C. The use of acetocarmine as specific stain for nucleolus // Cur. Sci. 1984. Vol. 53. N 1. P. 599—600.

Ghosh S. New staining method for nucleoli // Naturwissenshaften. 1974. Vol. 61. N. 12. P. 687—688.

Ghosh S. Formaldehyde-Schiff's reagent as a nucleolar stain // Experientia. 1976. Vol. 32. N 5. P. 673—674.

Hizume M., Sato S., Tanaka A. A highly reproducible method of nucleolus organizing regions staining in plants // Stain Technol. 1980. Vol. 55. N 2. P. 87—90.

Murin A., Vachova M. Die Kernchenzahl als ergänzende Charakteristik der Karyotypen // Botanica. 1978. Vol. 26. P. 53—57.

Rattenbury J. A. Specific staining of nucleolar substance with acetocarmine // Stain Technol. 1952. Vol. 27. N 2. P. 113—120.

Tanaka R. Aceto-basic-fuchsin as a stain for nucleoli and chromosomes of plants // Stain Technol. 1961. Vol. 36. N 3. P. 325—327.

Институт леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН
Красноярск

Получено 16 III 1994

SUMMARY

Two methods for the nucleolus staining in the interphase nucleus are presented. These methods showed good results in the karyological analysis of conifers.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.3/.9(571.6)

Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN VASCULAR PLANTS FROM THE SOUTHERN PART OF THE RUSSIAN FAR EAST

Приведены числа хромосом (2n) для 43 видов сосудистых растений из Приморского и южной части Хабаровского краев.

Aceraceae

Acer mono Maxim., **2n = 26**. Приморский край, Надеждинский р-н, в 7 км от ж.-д. ст. Кипарисово, на вырубке между пос. Таежное и с. Тимофеевка, 1993, № 7055, Рудыка.

Alliaceae

Allium macrostemon Bunge, **2n = 32**. Приморский край, Надеждинский р-н, на насыпи в окр. ж.-д. ст. Кипарисово, 1990, № 6956, Пробатова.

Asparagaceae

Disporum viridescens (Maxim.) Nakai, **2n = 18** (*М. С.*). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Соловей-Ключ, 1992, № 6991, Смелик.

Asteraceae

Artemisia stellerana Bess., **2n = 18** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, берег моря в окр. с. Рязановка, 1992, № 6993, Смелик.

Aster maackii Regel, **2n = 18** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, у ручья в окр. с. Рязановка, 1992, № 7032, Смелик.

Bidens frondosa L., **2n = 48** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, 1992, № 7028, Смелик.

Doellingeria scabra (Thunb.) Nees, **2n = 18** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, 1992, № 7033, Смелик.

Ixeridium gramineum (Fisch.) Tzvel., **2n = 30** (*М. С.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), щебнистый склон берега бухты Рында, 1992, № 6975, Пробатова, Смелик.

Kalimeris incisa (Fisch.) DC., **2n = 18**. Приморский край, Надеждинский р-н, в 3.5 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Кипарисово, опушка леса в окр. пос. Таежное, 1989, № 6910, Пробатова, Рудыка; Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, опушка леса у кордона Чирки, близ впадения р. Чирки в р. Уссури, 1993, № 7089, Пробатова.

Sigesbeckia glabrescens Makino, **2n = 30.** Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, сорное в Академгородке, 1990, № 6953, Рудыка.

Solidago gigantea Ait., **2n = 36.** Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, у дороги в дачном массиве «Дельфин», 1989, № 6909, Пробатова, Рудыка.

Tragopogon orientalis L., **2n = 12.** Приморский край, Надеждинский р-н, старая насыпь на окраине пос. Таежное, в 4 км от ж.-д. ст. Кипарисово, 1993, № 7106, Пробатова.

Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebbins, **2n = 10.** Приморский край, окр. г. Находка, каменистый склон известняковой горы Сестры у устья р. Сучан по левому берегу реки, 1989, № 6933, Цвелев. (Цв. желтые!).

Balsaminaceae

Impatiens noli-tangere L., **2n = 20** (*M. C.*). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Соловей-Ключ, 1992, № 6990, Смелик.

Brassicaceae

Brassica campestris L., **2n = 20.** Приморский край, г. Владивосток, сорное на путях ж.-д. ст. Первая Речка, 1988, № 6924, Нечаева.

Megadenia speluncarum Vorobiev, Worosch. et Gorovoi, **2n = 20.** Приморский край, Партизанский р-н, хр. Лозовый (Чандалаз), в затенении у входа в пещеру «Мечта спелеолога», 1993, № 7052, Дудкин.

Caryophyllaceae

Cucubalus japonicus (Miq.) Worosch., **2n = 24** (*M. C.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), среди кустарников на берегу бухты Рында, 1992, № 6976, Пробатова, Смелик.

Convolvulaceae

Calystegia inflata Sweet, **2n = 22.** Приморский край, Надеждинский р-н, среди кустарников в 3 км от пос. Таежное, 1989, № 6908, Пробатова, Рудыка.

Cucurbitaceae

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray, **2n = 32.** Приморский край, Надеждинский р-н, в 5 км от ж.-д. ст. Кипарисово, сорное в окр. пос. Таежное, близ дачного массива «Альбатрос», 1989, № 6932, Пробатова, Рудыка.

Dioscoreaceae

Dioscorea nipponica Makino, **2n = 20** (*M. C.*). Приморский край, Шкотовский р-н, среди кустарников в окр. с. Ново-Нежино, 1990, № 7011, Верхолат.

Iridaceae

Iris setosa Pall. ex Link, **2n = 36** (*M. C.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), сырой луг на пути к бухте Рында, 1992, № 6982, Пробатова, Смелик.

Lamiaceae

Lamium barbatum Siebold et Zucc., **2n = 18** (*M. C.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), среди кустарников у берега бухты Рында, 1992, № 6979, Пробатова, Смелик.

Nepeta cataria L., **2n = 36**. Приморский край, г. Владивосток, сорное на насыпи у ж.-д. платформы Морской Городок, 1990, № 7054, Пробатова, Рудыка.

Liliaceae

Gagea nakaiana Kitag., **2n = 48**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, природный лесопарк в районе ж.-д. платформы «Чайка», 1993, № 7047, Рудыка.

Orchidaceae

Pogonia japonica Reichenb. fil., **2n = 20**. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, мыс Черепаший между лиманом рек Чирки и Уссури, гетеротрофное сфагновое болото, 1993, № 7110, Пробатова.

Spiranthes sinensis (Pers.) Ames, **2n = 30**. Приморский край, Надеждинский р-н, послелесной луг в окр. пос. Таежное, 1989, № 6902, Пробатова, Рудыка.

Phrymaceae

Phryma asiatica (Hara) O. et I. Degener, **2n = 28**. Приморский край, п-ов Муравьева-Амурского, окр. г. Владивостока, лесистый склон сопки у Академгородка, 1990, № 6955, Пробатова.

Poaceae

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern., **2n = 14** (*M. C.*). Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Рязановка, 1992, № 7018, Смелик.

Digitaria asiatica Tzvel., **2n = 18**. Приморский край, Надеждинский р-н, обочина дороги в окр. пос. Таежное, в 6 км от ж.-д. ст. Кипарисово, 1989, № 6905, Пробатова, Рудыка.

Dimeria neglecta Tzvel., **2n = 14**. Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), бухта Парис, 1990, № 6960, Рудыка.

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel., **2n = 28**. Приморский край, г. Владивосток, сорное на пустыре по ул. Кирова, 1990, № 6959, Пробатова.

Phalaris paradoxa L., **2n = 14**. Приморский край, окр. г. Находка, сорное на путях ж.-д. ст. Бархатная, 1989, № 6923, Нечаева.

Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert var. *picta* (L.) Tzvel., **2n = 28**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таежное, в 8 км от ж.-д. ст. Кипарисово, одичавшее, вдоль дороги на дачи, 1990, № 6958, Пробатова, Рудыка.

Poa vorobievii Probat., **2n = 28** (*M. C.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), каменистый берег бухты Рында, 1992, № 7042, Пробатова, Рудыка.

Puccinellia kurilensis (Takeda) Honda, **2n = 42** (*M. C.*). Приморский край, о-в Русский (залив Петра Великого), бухта Рында, на супралиторали, 1992, № 6983, Пробатова, Смелик.

Polygonaceae

Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray (*Polygonum amphibium* L.), **2n = 66**. Приморский край, Партизанский р-н, в воде оз. Волчанец, 1991, № 6964, Пробатова, Рудыка.

P. maculata (Rafin.) S. F. Gray (*Polygonum persicaria* L.), **2n = 40** (*М. С.*). Приморский край, г. Владивосток, сорное близ стадиона в Морском Городке, 1991, № 7004, Пробатова.

Truellum thunbergii (Siebold et Zucc.) Sojak (*Polygonum thunbergii* Siebold et Zucc.), **2n = 40** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, у ручья в окр. с. Рязановка, 1992, № 7025, Смелик.

Portulacaceae

Portulaca oleracea L., **2n = 18**. Приморский край, сорное у ж.-д. ст. Кипарисово, 1990, № 6950, Пробатова, Рудыка.

Ranunculaceae

Ranunculus repens L., **2n = 32** (*М. С.*). Приморский край: о-в Русский (залив Петра Великого), бухта Рында, 1992, № 6984, Пробатова, Смелик; Хасанский р-н, сырой луг в окр. с. Рязановка, 1992, № 7000, Смелик.

Rosaceae

Rosa maximowicziana Regel, **2n = 14** (*М. С.*). Приморский край, Хасанский р-н, берег моря в окр. с. Рязановка, 1992, № 7034, Смелик.

Solanaceae

Nicandra physalodes (L.) Gaertn., **2n = 20**. Приморский край, г. Находка, сорное на пустыре близ Кооперативного техникума, 1991, № 7112, Нечаева.

Thymelaeaceae

Diarthron linifolium Turcz., **2n = 18**. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, отмели правого берега р. Уссури, 1993, № 7105, Пробатова.

Числа хромосом с пометкой (*М. С.*) — определила М. Л. Смелик. В идентификации исследованных образцов растений принимали участие В. Ю. Баркалов (*Allium, Gagea, Sigesbeckia, Solidago, Tragopogon*), Т. И. Нечаева (собранные ею образцы), Н. С. Пробатова и М. Л. Смелик.

Биолого-почвенный институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 5 VII 1994

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:582(470)

НИКОЛАЙ НИКОЛАЕВИЧ ЦВЕЛЕВ

(к 70-летию со дня рождения)

D. V. GELTMAN. NIKOLAY NIKOLAEVICH TSVELEV (TO 70-th ANNIVERSARY)

3 февраля 1995 г. исполняется 70 лет Николаю Николаевичу Цвелеву — замечательному российскому систематику, ведущему граминологу мира, хорошему и скромному человеку.



Н. Н. родился в г. Тамбове в семье учителей. Интерес к естественным наукам (к ботанике и энтомологии) он проявил в школьные годы, уже тогда много экскурсировал и собрал большой гербарий и коллекцию насекомых.

В 1943 г. Н. Н. досрочно закончил среднюю школу и добровольцем поступил в Тамбовское артиллерийское техническое училище. С января 1945 г. он принимал участие в боевых действиях в составе Первого Белорусского фронта на территории Польши и Германии как техник-лейтенант, а затем служил в оккупационных войсках в Германии.

Демобилизовавшись, Н. Н. в 1946 г. поступил на биологический факультет Харьковского университета. Здесь он делает выбор между энтомологией и ботаникой в пользу последней, хотя и сейчас продолжает интересоваться насекомыми. После окончания университета в 1951 г. Н. Н. приезжает в Ленинград и поступает в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН). С этого времени деятельность Н. Н. связана с этим крупнейшим ботаническим учреждением. Руководителем у Н. Н. был Б. К. Шишкин, который предложил своему аспиранту нелегкую тему — монографию рода *Puccinellia*. Несмотря на сложность работы, Н. Н. блестяще справился с этой задачей, в октябре 1954 г. (до окончания срока аспирантуры) защитил кандидатскую диссертацию и был зачислен в штат БИН. С 1965 г. Н. Н. — старший научный сотрудник, в 1986—1991 гг. — заведующий Гербарием высших растений, а в настоящее время — главный научный сотрудник Гербария.

Научные интересы Н. Н. многообразны. Ботаникам он известен более всего как специалист по семейству злаков (*Gramineae—Poaceae*). Интерес к этой непростой и экономически важной группе растений появился у Н. Н. еще

в студенческие годы, когда он работал под руководством Ю. Н. Прокудина, заведовавшего кафедрой ботаники Харьковского университета. Дипломной работой Н. Н. был обзор злаков Крыма, одному из родов этого семейства была посвящена, как уже отмечалось, его кандидатская диссертация. В дальнейшем Н. Н. провел критическую ревизию злаков территории СССР, что воплотилось в докторской диссертации, защищенной в 1975 г., и во всемирно известной монографии «Злаки СССР», изданной на русском языке в 1976 г. и переведенной на английский язык в 1983 г. Общий взгляд Н. Н. на систематику этого семейства нашел отражение в работе «Система злаков и их эволюция» (1987), также переизданной на английском языке. Перу Н. Н. принадлежат и многочисленные обработки этого семейства в различных региональных «флорах» и «определителях».

Н. Н. по праву считают «главным злаковедом» страны, пальму первенства в познании *Gramineae* отдают ему также европейские и американские ботаники. Одним словом, сделанного Н. Н. в систематике злаков более чем достаточно для того, чтобы создать весомое имя в науке. Однако Н. Н. не ограничился изучением только этой группы растений. Им сделаны обработки таксонов из многих других семейств: *Asteraceae* и *Orobanchaceae* (в том числе для «Флоры СССР»), *Polygonaceae*, многих папоротникообразных, высших водных растений и др. Детальный анализ всех таксонов, которых «коснулась рука» Н. Н., был бы весьма интересен, но это выходит за рамки настоящей статьи.

Н. Н., несомненно, один из лучших знатоков флоры России и сопредельных стран; некоторым регионам он уделил особое внимание. В течение многих лет он экскурсировал по северо-западным областям России, где собрал практически все виды сосудистых растений; подробнейшим образом изучил растения Хопёрского заповедника и опубликовал монографию по его флоре, досконально знает флору Харьковской обл. и Крыма. Близка ему и флора российского Дальнего Востока; он один из самых активных участников сводки «Сосудистые растения российского Дальнего Востока». Здесь ну[illegible] такую черту Н. Н., как умение быстро «включиться» и о[illegible] для себя флоре, что особенно проявилось в [illegible] его [illegible] других тропических странах.

Работая с различными группами растений, Н. Н., естеств[illegible] сформировать своего мнения по ряду важнейших вопросов ботаники [illegible] проблемы эволюции растений): о роли гибридизации в эволюции, о первичной жизненной форме покрытосеменных, о гипотезе «расширяющейся Земли», о возможности политопного происхождения таксонов и др. Надо отметить, что мнения Н. Н. не всегда совпадают с господствующими; им не откажешь в оригинальности, логичности и последовательности.

Нельзя не отметить потрясающую работоспособность Н. Н. Он — автор более 280 научных работ (не считая статей в словарях, Красных книгах, «Списке Гербария...» и т. п.), причем бо́льшая часть написана им без соавторов. Велик его вклад в создание многих ботанических сводок. Так, в течение 10 лет он практически в одиночку вел сборник «Новости систематики высших растений», выполняя почти все работы по его подготовке — от научного редактирования до составления указателей. Сейчас он активно работает как главный редактор «Флоры Восточной Европы».

Н. Н. — прекрасный полевой ботаник и коллектор. Из всех своих путешествий он привозит многочисленные тщательно этикетированные коллекции. Он принимал участие во многих экспедициях на территории бывшего СССР (в том числе в почти легендарной экспедиции по поискам «снежного человека»), участвовал в ботаническом рейсе на научно-исследовательском судне «Академик Вернадский», дважды посетил Кубу.

Н. Н. — прекрасный педагог, учитель, умеющий и любящий передавать свои знания другим. Дело даже не в том, что под руководством профессора

Цвелева защищены шесть кандидатских диссертаций и что при подготовке одной докторской он был научным консультантом. Практически каждому, начинавшему работать в Гербарии БИН, Н. Н. помог теми или иными советами и консультациями. Но особенно ярко его роль учителя молодежи проявляется в регулярно проводимых им однодневных экскурсиях в окрестности Петербурга, во время которых и происходит, образно говоря, передача знаний «от Мастера к ученикам». В ходе таких экскурсий обычны дискуссии, которые едва ли менее интересны, чем на официальных семинарах.

Ботаников часто упрекают в излишней поглощенности своей наукой и оторванности от мира. Для Н. Н. во всяком случае это не характерно. Он всегда в курсе новинок литературы, отечественного кинематографа, художественных выставок; это человек с ясной гражданской позицией, которую отстаивает так же горячо, как и свои взгляды в ботанике.

Заканчивая эту статью, хочется пожелать Н. Н. долгих лет активной и плодотворной работы, новых путешествий и оригинальных идей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Н. ЦВЕЛЕВА [1]

1950. Растительность окрестностей Харькова // Харьковский ун-т им. А. М. Горького. Науч. студенч. конф. Тез. докл. Харьков. С. 62—65.

1954. К изучению дальневосточных видов рода бескильница (*Puccinellia* Parl.) // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 16. С. 45—55.

1955. Новые виды рода бескильница (*Puccinellia* Parl.) из Центральной Азии // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 17. С. 57—69.

1957. Заметки о злаках флоры СССР // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 18. С. 22—33.

Новый вид рода *Rorippa* Scop. // Там же. С. 98—100.

Сем. *Orobanchaceae* // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР. Т. 7. С. 550—593.

1958. Сем. *Orobanchaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 23. С. 19—117. (Совместно с И. В. Новопокровским).

1959. Критические заметки о некоторых видах рода *Centaurea* L. секции *Psephelloideae* (Boiss.) D. Sosn. // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 19. С. 409—441.

Новые виды из Южного Закавказья // Там же. С. 3—19.

Род *Hesperis* L. в СССР // Там же. С. 114—155.

Роды *Galatella, Lynosyris* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 25. С. 138—172, 173—180.

1960. Два новых вида рода *Centaurea* L. секции *Psephelloideae* (Boiss.) D. Sosn. из Турции // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 20. С. 399—404.

Новые и малоизвестные виды с Кавказа // Там же. С. 23—30.

О некоторых новых и мало известных видах Памира // Там же. С. 423—439.

1961. Заметки о злаках флоры СССР. II // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 21. С. 20—50.

Новый вид рода *Hesperis* L. из Турции // Там же. С. 146—147.

Новый род *Sisymbriopsis* nob. из семейства крестоцветных // Там же. С. 141—145. (Совместно с В. П. Бочанцевым).

Таблица для определения родов колена *Anthemideae* и роды: *Chamaemelum, Santolina, Otanthus, Argyranthemum, Chrysanthemum, Leucanthemum, Leucanthemella, Coleostephus, Pyrethrum, Spathipappus, Waldheimia, Ugamia, Trichanthemis, Xylanthemum, Cancriniella, Lepidolopsis, Tanacetum, Hemipappus,*

[1] В подготовке списка принимали участие А. П. Сенников и Г. Н. Медведева. В список не включены 35 статей, написанных Н. Н. для «Биологического энциклопедического словаря» (1986). Участие Н. Н. в работе над «Списком растений Гербария флоры СССР» см. в конце статьи.

Pseudohandelia, Dendranthema, Tridactylina, Brachanthemum, Ajania, Hippolytia, Filifolium // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 26. С. 66—68, 125—147, 184—288, 292—418.

1962. О *Poa nudiflora* Hack. // Бот. матер. Герб. Ин-та ботаники АН УзССР. Вып. 17. С. 75—76.

1963. Заметки о злаках флоры СССР. III // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 22. С. 51—69.

Злаки, Заразиховые // Ботанический атлас. М.; Л.: Сельхозиздат. С. 231—232, 297—319.

Cleome ornithopodioides L. sensu lato в СССР // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 22. С. 122—134.

О некоторых редких видах крымской флоры // Там же. С. 3—7.

Роды *Amberboa, Stizolophus, Hyalea, Centaurea* (подроды *Amblyopogon, Centaurea, Hyalinella, Lopholoma, Microlophus, Odontolophopsis, Odontolophus, Pseudohyalea, Rhizocalathium, Xanthopsis*), *Phalacrachena* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 28. С. 323—332, 364—370, 377—387, 472—477, 481—512, 560—564, 565—570.

1964. О некоторых критических и новых для европейской части СССР видах злаков // Нов. сист. высш. раст. С. 20—30.

О роде *Colpodium* Trin. // Там же. С. 5—19.

О способе распространения водяного ореха *Trapa* L. в прошлом и вымирание его в историческое время // Бот. журн. Т. 49. № 9. С. 1338—1340.

Род *Hesperis* // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос. С. 351—352.

Род *Orchis* // Там же. С. 684—688.

Роды *Galatella, Anthemis, Achillea, Chrysanthemum, Leucanthemum, Pyrethrum, Tanacetum, Dendranthema, Artemisia* // Там же. С. 545—547, 556—560, 561—571.

Роды *Scolymus, Cichorium, Ixeridium, Chorisis, Paraixeris* // Флора СССР. М.; Л.: Наука. Т. 29. С. 11—20, 388—401.

Сем. *Gramineae*: ключ для определения родов и роды *Agrostis, Alopecurus, Arctagrostis, Arctophila, Bromus, Calamagrostis, Colpodium, Deschampsia, Elytrigia, Koeleria, Leymus, Poa, Puccinellia, Roegneria, Vahlodea, Zerna* // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука. Вып. 2. С. 8—17, 27—75, 77—92, 104—109, 112—162, 171—173, 178—208, 223—255.

Сем. *Gramineae* (кроме родов *Festuca* и *Trisetum*) // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос. С. 732—751, 756—819.

Сем. *Orobanchaceae* // Там же. С. 458—461.

Что такое *Pyrethrum baumannii* Stev.? // Нов. сист. высш. раст. С. 312—313.

1965. Кариосистематические исследования рода *Eremopoa* Roshev. (*Gramineae*) // Бот. журн. Т. 50. № 10. С. 1457—1460. (Совместно с В. Г. Грифом).

К систематике рода вейник (*Calamagrostis* Adans.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. С. 5—50.

О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких к нему родах семейства злаков (*Gramineae*). (Кариосистематическое исследование) // Бот. журн. Т. 50. № 9. С. 1317—1320. (Совместно с З. В. Болховских).

Полевичка *Eragrostis diarrhena* (Schult.) Steud. — замечательный реликт дельты Волги // Бот. журн. Т. 50. № 11. С. 1632—1635.

Сем. *Orobanchaceae* // Флора Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 4. С. 152—155.

1966. Два новых вида рода *Taraxacum* Wigg. флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. С. 232—235.

Заметки о злаках флоры СССР. 4 // Там же. С. 15—33.

Об эколого-географических расах в семействе злаков (*Gramineae*) и их таксономическом ранге // Бот. журн. Т. 51. № 8. С. 1099—1108.

О некоторых более редких видах флоры Талыша // Нов. сист. высш. раст. С. 297—301. (Совместно с А. Е. Бобровым).

О некоторых видах Закавказья // Там же. С. 292—296.

1967. О таксономическом ранге членов полиплоидных рядов у высших растений // Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Тез. докл. Л.: Наука. С. 59—60.

1968. Заметки о злаках флоры СССР. 5 // Нов. сист. высш. раст. С. 15—30.

Monerma Beauv. — забытый род злаков флоры СССР // Бот. журн. Т. 53. № 1. С. 95—97.

Сем. *Gramineae* // Растения Центральной Азии. М.; Л.: Наука. Вып. 4. С. 3—244.

Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Бот. журн. Т. 53. № 3. С. 301—312.

1969. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 54. № 3. С. 361—373.

Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза расширяющейся Земли // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 4. С. 27—36.

Сем. *Orobanchaceae* // Е. В. Вульф. Флора Крыма. Ялта. Т. 3. Вып. 3. С. 53—68.

1970. Новые секции злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 6. С. 19—21.

О вкладе Сергея Александровича Невского в систематику растений // Бот. журн. Т. 55. № 8. С. 1199—1204.

О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 25. Вып. 2. С. 76—86.

О некоторых более редких растениях европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 6. С. 294—301.

О роде *Sasa* Makino et Shibata (*Gramineae*) в СССР // Там же. С. 8—18.

1971. Заметки о злаках флоры СССР. 6 // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 57—83.

Заметки о некоторых родах злаков (*Gramineae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 7. С. 42—59.

К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. I. Систематика рода и основные направления эволюции // Бот. журн. Т. 56. № 9. С. 1252—1262.

К систематике родов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 7. С. 59—73.

Новый вид рода *Koeleria* Pers. из Якутии // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 23—25. (Совместно с М. Н. Караваевым).

Новый вид рода *Tanacetopsis* (Tzvel.) Kovalevsk. из Средней Азии // Там же. С. 230—231.

О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Четвертое Московск. совещ. по филогении растений. М. Ч. 1. С. 50—53.

Род *Alopecurus* L. в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 8. С. 12—22.

1972. К систематике и филогении овсяниц (*Festuca* L.) флоры СССР. II. Эволюция подрода *Festuca* // Бот. журн. Т. 57. № 2. С. 161—172.

К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 47—54.

Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 55—63.

Новые таксоны из северо-восточной Азии // Бот. журн. Т. 57. № 6. С. 644—647. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. С. 5—16.

Род овсяница (*Festuca* L.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 9. С. 15—46.

1973. Заметки о злаках флоры СССР. 7 // Нов. сист. высш. раст. Т. 10. С. 79—98.

Обзор видов трибы *Triticeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) во флоре СССР // Там же. С. 19—59.

О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 78. Вып. 2. С. 71—81.

О некоторых более редких растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. Т. 10. С. 361—365.

1974. Заметка о названии *Koeleria cristata* (L.) Pers. (*Poaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. Т. 22—24.

Заметки о трибе *Stipeae* Dum. семейства злаков (*Poaceae*) в СССР // Там же. С. 4—21.

Новые таксоны злаков (*Poaceae*) // Там же. С. 70—72.

Об эволюции соцветия злаков (*Poaceae*), природе и функциях лодикул // Бот. журн. Т. 59. № 12. С. 1713—1720. (Совместно с Л. Р. Петровой).

О наименьшем основном числе хромосом (x) в семействе злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 59. № 2. С. 265—270. (Совместно с П. Г. Жуковой).

О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 59. № 9. С. 1241—1253.

О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 11. С. 24—41.

Сем. *Gramineae* (*Poaceae*) // Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 1. С. 95—220.

Сем. *Poaceae* (*Gramineae*) // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 1. С. 117—368.

Festuca potaninii Tzvel. et E. Alexeev species nova — новый вид из Восточной части КНР // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 4. С. 141—142. (Совместно с Е. П. Алексеевым).

1975. *Althenia* Petit — новый для флоры СССР род водных растений // Бот. журн. Т. 60. № 3. С. 389—392.

Заметки о роде *Callitriche* L. в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 12. С. 237—238.

Конспект злаков флоры СССР. I // Там же. С. 48—132.

О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* // Журн. общ. биол. Т. 36. № 1. С. 90—99.

О природе частей зародыша злаков (*Poaceae*) в связи с происхождением односемядольности // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. Вып. 3. С. 80—87.

О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1974 (1975). Т. 4. С. 107—117.

Origin and major evolutionary trends in *Poaceae* // XII Междунар. бот. конгр. Тез. докл. Л. Т. 1. С. 102.

По поводу статьи А. В. Куминовой «О названиях растений и растительных сообществ» // Бот. журн. Т. 60. № 1. С. 148—150. (Совместно с С. К. Черепановым).

1976. Заметка о роде *Najas* L. в СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 13. С. 16—20.

Злаки СССР. М.; Л.: Наука. 788 с.

О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Матер. пятого Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 187—189.

О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 61. № 10. С. 1354—1363.

Флористические новинки в Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. Т. 13. С. 278—284.

1977. О видах рода *Xanthoxalis* Small (*Oxalidaceae*) в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 14. С. 178—182.

О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Там же. С. 244—255.

О первичной жизненной форме покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. Вып. 1. С. 79—88.

О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 139—150.

Сем. *Poaceae* (*Gramineae*) // Декоративные травянистые растения для открытого грунта. М.; Л.: Наука. Т. 2. С. 376—424.

1978. Новые виды одуванчика (*Taraxacum* Wigg.) из северной части Камчатской области // Бот. журн. Т. 63. № 6. С. 837—843. (Совместно с С. С. Харкевичем).

О видах птичьей гречихи *Polygonum* sect. *Polygonum* в европейской части СССР // Тез. докл. VI Делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Л.: Наука. С. 312.

О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 15. С. 128—142.

О роде *Zannichellia* L. в СССР // Там же. С. 9—14.

О роде частуха (*Alisma* L.) в СССР // Там же. С. 14—17.

Сем. *Callitrichaceae* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3. С. 209—213.

Сем. *Gentianaceae* (без рода *Swertia*) // Там же. С. 57—82, 86.

1979. Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 16. С. 207—211.

Заметки о роде подорожник (*Plantago* L.) в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 16. С. 169—175.

Новый вид рода *Alopecurus* Trin. (*Poaceae*) из Туркмении // Нов. сист. высш. раст. Т. 16. С. 5—7.

О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов // Вопр. развития эволюционной теории в XX в. Л.: Наука. С. 23—31.

О некоторых видах *Koeleria* Pers. и происхождении *Koeleria grandis* Bess. ex Gorski (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 64. № 7. С. 985—988.

О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 16. С. 201—207.

Подсемейства *Melanthioideae, Wurmbaeoideae, Convallarieae* семейства *Liliaceae* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 4. С. 205—210, 217—220, 255—261.

Порядок *Iridales* // Там же. С. 292—311.

Сем. *Alismataceae* // Там же. С. 156—167.

Сем. *Capparaceae* // Там же. С. 28—30.

Сем. *Juncaginaceae* // Там же. С. 171—172.

Сем. *Najadaceae* // Там же. С. 199—202.

Сем. *Potamogetonaceae* (характеристика семейства и род *Groenlandia)* // Там же. С. 175—176.

Сем. *Ruppiaceae* // Там же. С. 192—194.

Сем. *Scheuchzeriaceae* // Там же. С. 171.

Сем. *Zannichelliaceae* // Там же. С. 194—198.

Сем. *Zosteraceae* // Там же. С. 172—175.

1980. Низмянка *Centunculus* L. (*Primulaceae*) — новый вид флоры Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 65. № 4. С. 587—588.

Новая работа о флоре гор Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85. Вып. 6. С. 123—126.

Новые вид и подвид рода *Poa* L. (*Poaceae*) с Южной Чукотки // Бот. журн. Т. 65. № 10. С. 1465—1466. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

О некоторых видах очанок (*Euphrasia* L.) европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 17. С. 228—233.

О некоторых видах родов дрок (*Genista* L.) и ракитник (*Cytisus* L.) европейской части СССР // Там же. С. 164—173.

Роды *Melampyrum*, *Euphrasia* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 8. С. 287—291.

Сем. *Callitrichaceae* // Там же. С. 16—20.

Сем. *Empetraceae* // Там же. С. 20—29.

Сем. *Gentianaceae* // Там же. С. 195—213.

Сем. *Polemoniaceae* (кроме рода *Phlox*) // Там же. С. 215—223.

Сем. *Violaceae* // Там же. С. 30—40.

Система видов рода *Vicia* L. европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 17. С. 200—208.

1981. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86. Вып. 6. С. 82—92.

Взморниковые (*Zosteraceae* Dumort.) Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 18. С. 50—57.

О гомологии зародышевой и боковой почек у злаков и природе односемядольности // Морфологическая эволюция высших растений. М.: Наука. С. 109—111. (Совместно с Н. Г. Рытовой).

О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 18. С. 247—257.

О новом для СССР виде рода *Ruppia* L. (*Ruppiaceae*) с Дальнего Востока // Там же. С. 58—59.

Порядок губоцветные (*Lamiales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5(2). С. 400—413.

Род *Taraxacum* // Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука. С. 258—269.

Роды *Melampyrum, Euphrasia, Macrosyringion, Odontites, Orthantha* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 5. С. 258—267, 268—286.

Семейство бигнониевые (*Bignoniaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5(2). С. 427—431.

Семейство горгензиевые, или гидрангиевые (*Hydrangeaceae*) // Там же. С. 154—155.

Семейство заразиховые (*Orobanchaceae*) // Там же. С. 432—436. (Совместно с Э. С. Терехиным).

Семейство зонтичные (*Apiaceae*, или *Umbelliferae*) // Там же. С. 302—309.

Семейство крыжовниковые (*Grossulariaceae*) // Там же. С. 169.

Семейство кунониевые (*Cunoniaceae*) // Там же. С. 151.

Семейство кутровые (*Apocinaceae*) // Там же. С. 359—361.

Семейство ластовневые (*Asclepiadaceae*) // Там же. С. 362—365.

Семейство мальвовые (*Malvaceae*) // Там же. С. 132—135.

Семейство миопоровые (*Myoporaceae*) // Там же. С. 443—444.

Семейство норичниковые (*Scrophulariaceae*) // Там же. С. 421—427.

Семейство питтоспоровые, или смолосемянниковые (*Pittosporaceae*) // Там же. С. 157—158.

Семейство синюховые (*Polemoniaceae*) // Там же. С. 390—393.

Семейство эскаллониевые (*Escalloniaceae*) // Там же. С. 153—154.

Сем. *Lentibulariaceae* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 5. С. 336—341.

Сем. *Orobanchaceae* // Там же. С. 317—336.

Сем. *Plantaginaceae* // Там же. С. 342—356.

1982. Некоторые итоги флористических исследований в Хопёрском государственном заповеднике // Бот. журн. Т. 67. № 6. С. 713—721. (Совместно с Е. С. Нескрябиной, Е. В. Печенюк).

О гомологии зародышевой и боковых почек у злаков (*Poaceae*) и природе односемядольности // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 1. С. 78—85. (Совместно с Н. Г. Рытовой).

О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. 3 // Нов. сист. высш. раст. Т. 19. С. 225—231.

Порядок гидателловые (*Hydatellales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 6. С. 340—341.

Порядок злаки (*Poales*) // Там же. С. 341—378.

Порядок наядовые (*Najadales*) // Там же. С. 24—42.

Порядок частуховые (*Alismatales*) // Там же. С. 9—24.

Порядок эриокаулоновые (*Eriocaulaceae*) // Там же. С. 324—330.

Семейство ирисовые (*Iridaceae*) // Там же. С. 180—194.

Семейство ксанторреевые (*Xanthorrhoeaceae*) // Там же. С. 148—153.

Семейство рестиевые (*Restionaceae*) // Там же. С. 334—337.

Эволюция таксонов рангом выше вида и понятие естественного таксона // Филогения высших растений. М.: Наука. С. 149—151.

1983. Заметки о некоторых водных растениях Дальнего Востока. 2 // Нов. сист. высш. раст. Т. 20. С. 238—242.

Новые для флоры СССР один род и четыре вида цветковых растений Крыма // Бот. журн. Т. 68. № 2. С. 240—244.

Новый вид рдеста (*Potamogeton* L., *Potamogetonaceae*) с Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 20. С. 4—6.

О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. 4 // Там же. С. 225—238.

(Рец.) Süßwasserflora von Mitteleuropa (H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig-Herausgebers). Band. 23: *Pteridophyta* und *Anthophyta.* 1 Teil. *Lycopodiaceae* bis *Orchidaceae*. 1980. 2 Teil. *Saururaceae* bis *Asteraceae*. 1981 // Бот. журн. Т. 68. № 9. С. 1274—1282.

Sagittaria aginashi (*Alismataceae*) — новый для СССР вид // Бот. журн. Т. 68. № 11. С. 1569—1570.

Сем. *Lentibulariaceae* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 8. Ч. 2. С. 7—16.

Сем. *Plantaginaceae* // Там же. С. 16—25.

Grasses of the Soviet Union. New Dehli: Oxanian Press. Pt 1. P. 1—568; Pt 2. P. 569—1196.

1984. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 21. С. 232—242.

Новые виды одуванчиков (*Taraxacum* Wigg., *Asteraceae*) флоры СССР // Там же. С. 187—202. (Совместно с Б. А. Юрцевым).

О двух новых для европейской части СССР видах из родов *Melandrium* (*Caryophyllaceae*) и *Veronica* (*Scrophulariaceae*) // Бот. журн. Т. 69. № 9. С. 1255—1260.

1985. Заметки о некоторых видах европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 22. С. 266—277.

Новый для флоры СССР вид — *Eleocharis tetraquetra* Nees (*Cyperaceae*) с Дальнего Востока // Там же. С. 44—46.

Род козлобородник (*Tragopogon* L., *Asteraceae*) в европейской части СССР // Там же. С. 238—250.

Три новых вида рода *Eriocaulon* L. (*Eriocaulanaceae*) с Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 390—394.

1986. Заметки о некоторых видах подмаренника (*Galium* L., *Rubiaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 23. С. 153—160.

Инвентаризация флоры Хопёрского государственного заповедника // Природные ресурсы заповедных территорий, перспективы их охраны в ус-

ловиях ускоренного научно-технического прогресса. М.: Наука. С. 13—14. (Совместно с Е. С. Нескрябиной, Е. В. Печенюк).

Кариосистематическое исследование *Taraxacum* Wigg. (*Asteraceae*) Северо-Восточной Азии // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1621—1628. (Совместно с П. Г. Жуковой).

К. Ф. Ледебур (1785—1851) и его «Flora Rossica» // Бот. журн. Т. 71. № 9. С. 1278—1281.

О ковылях (*Stipa* L., *Gramineae*) Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91. Вып. 1. С. 116—124.

О некоторых новых и редких для европейской части СССР видах растений // Нов. сист. высш. раст. Т. 23. С. 254—263.

О причинах вымирания организмов // Современные проблемы филогении растений. Тез. докл. М. С. 24—25.

Памяти Павла Ивановича Дорофеева (1911—1985) // Бот. журн. Т. 71. № 7. С. 960—968. (Совместно с И. А. Ильинской).

Хопёрский государственный заповедник — ценнейший резерват дикорастущей флоры на юго-восточной границе лесостепи // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий. Воронеж. С. 72—77.

1987. Заметки о *Polygonaceae* во флоре Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 72—79.

Новые норичниковые (*Scrophulariaceae*) Кубы // Бот. журн. Т. 72. № 12. С. 1662—1665.

(Рец.) Растительный мир Молдавии. Книга 1. Лесные растения (сосудистые) // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 278—279.

Род *Galium* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 10. С. 8—23.

Род *Taraxacum* Wigg. в Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. Т. 24. С. 205—222.

Сем. *Compositae*: ключ для определения родов, роды *Anthemis, Achillea, Ptarmica, Matricaria, Tripleurospermum, Lepidotheca, Leucanthemum, Tanacetum, Dendranthema, Arctanthemum, Hulteniella, Taraxacum* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 10. С. 57—63, 103—133, 264—319. (Род одуванчик — совместно с Б. А. Юрцевым).

Сем. *Alismataceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 2. С. 303—309.

Сем. *Butomaceae* // Там же. С. 301—303.

Сем. *Cabombaceae* // Там же. С. 21—23.

Сем. *Ceratophyllaceae* // Там же. С. 28—29.

Сем. *Elatinaceae* // Там же. С. 91—93.

Сем. *Fabaceae*: таблица для определения родов (совместно с И. Т. Васильченко), роды *Caragana, Vicia,* триба *Genisteae* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 6. С. 16—24, 39—45, 127—147, 214—235.

Сем. *Hydrocharitaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 2. С. 309—314.

Сем. *Juncaginaceae* // Там же. С. 314—316.

Сем. *Najadaceae* // Там же. С. 342—345.

Сем. *Nelumbonaceae* // Там же. С. 29—30.

Сем. *Nymphaeaceae* // Там же. С. 23—28.

Сем. *Pontederiaceae* // Там же. С. 426—427.

Сем. *Potamogetonaceae* // Там же. С. 317—335.

Сем. *Ruppiaceae* // Там же. С. 335—336.

Сем. *Scheuchzeriaceae* // Там же. С. 314.

Сем. *Zannichelliaceae* // Там же. С. 336—338.

Сем. *Zosteraceae* // Там же. С. 339—342.

Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л.: Наука. 75 с. (Комаровские чтения. Вып. 37).

1988. *Alisma wahlenbergii, Caldesia parnassifolia, Centaurea dubjanskii, Centaurea pineticola, Centaurea taliewii, Bulbocodium versicolor, Coleanthus subtilis, Diandrochloa diarrhena, Dimeria neglecta, Elytrigia stipifolia, Hordelymus europaeus, Psathyrostachys daghestanica, Psathyrostachys rupestris, Stipa consanguinea, Stipa dasyphylla, Stipa pennata, Stipa pulcherrima, Stipa syreistschikowii, Stipa zalesskii* // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 26—28, 70—72, 141, 349—357, 361—362, 364—371. (*Caldesia parnassifolia* — совместно с И. М. Краснобоequiровым).

О некоторых видах растений из европейской части СССР и с Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 25. С. 183—190.

Проблема естественных родов в трибе гречишных (*Polygonaceae*) // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. VIII Делегатск. съезда Всесоюз. бот. о-ва. Алма-Ата. С. 36—37.

Сем. *Oxalidaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 3. С. 136—140.

Флора Хопёрского государственного заповедника. Л.: Наука. 190 с.

1989. Новые для советского Дальнего Востока адвентивные виды растений // Бот. журн. Т. 74. № 9. С. 1373—1375. (Совместно с Т. И. Нечаевой).

О двух заносных видах крестоцветных (*Brassicaceae*) Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 26. С. 102—103. (Совместно с Т. И. Нечаевой).

О некоторых папоротниках (*Pteridophyta*) Дальнего Востока // Там же. С. 5—11.

Род *Polygonum* L. sensu lato (*Polygonaceae*) на Кавказе // Там же. С. 63—73.

Роды *Scolymus, Cichorium, Lapsana, Scorzonera, Tragopogon, Podospermum, Geropogon, Taraxacum* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 8. С. 14—20, 35—57, 61—114.

Сем. *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 4. С. 25—122.

The system of grasses (*Poaceae*) and their evolution // The Botanical Review. Vol. 55. N 3. P. 141—203.

1990. Заметки о некоторых сложноцветных (*Asteraceae*) европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 27. С. 145—152.

Находки новых для флоры Жигулевского государственного заповедника видов злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 75. № 9. С. 1309—1310. (Совместно с С. В. Саксоновым).

О некоторых новых для Кавказа видах растений // Нов. сист. высш. раст. Т. 27. С. 179—183.

1991. Два новых вида рода *Taraxacum* Wigg. из Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96. Вып. 5. С. 72—73.

Заметки о родах *Erigeron* L. s. l. и *Cirsium* Mill. (*Asteraceae*) в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. Т. 28. С. 147—152.

Значение гибридизации в эволюции злаков (*Poaceae*) и геномный критерий родов // Систематика и эволюция злаков. Тез. докл. Краснодар. С. 136—137.

О геномном критерии родов у высших растений // Бот. журн. Т. 76. № 5. С. 669—676.

О некоторых видах ароидных (*Araceae*) и рясковых (*Lemnaceae*) Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. Т. 28. С. 28—33.

О некоторых редких и критических видах Березовых островов (Ленинградская область) // Там же. С. 158—166.

О строении зародыша злаков (*Poaceae*) // Систематика и эволюция злаков. Тез. докл. Краснодар. С. 137—138.

Отдел *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 9—94.

О филогенетическом значении концепции фитомера у высших растений // Общебиологические аспекты филогении растений. М.: Наука. С. 108—110.

Сем. *Empetraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 5. С. 166—170.

Sphaeranthus (*Asteraceae*) — новый род для флоры СССР // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 1768—1771. (Совместно с А. Н. Барминым, В. Н. Пилипенко, В. В. Синякиной).

1992. Заказник «Выборгский» // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Л. С. 22—31. (Тр. БИН РАН. Новая серия. Вып. 5).

О новых и редких для Краснодарского края адвентивных видах растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 97. Вып. 5. С. 99—106. (Совместно с В. Д. Бочкиным).

Род *Taraxacum* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. Т. 6. С. 356—409.

1993. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб. С. 193—201.

Заметки о гераниевых (*Geraniaceae*) флоры Восточной Европы // Нов. сист. высш. раст. Т. 29. С. 95—99.

Заметки о злаках (*Poaceae*) Кавказа // Бот. журн. Т. 78. № 10. С. 83—95.

Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн. Т. 50. № 1. С. 78—85.

Заметки о некоторых видах Восточной Европы // Нов. сист. высш. раст. Т. 29. С. 134—142.

Заметки о некоторых сложноцветных (*Asteraceae*) и аронниковых (*Araceae*) Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 6. С. 99—108.

Иван Тихонович Васильченко (к 90-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 78. № 12. С. 148—164. (Совместно с С. С. Иконниковым).

Новый вид рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) из Ульяновской области // Нов. сист. высш. раст. Т. 29. С. 119—120. (Совместно с Н. С. Раковым).

Обзор видов семейства *Gentianaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 78. № 6. С. 131—138.

О роде *Trapa* L. (*Trapaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Нов. сист. высш. раст. Т. 29. С. 99—107.

Род *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. (*Polygonaceae*) в Восточной Европе и Северной Азии // Там же. С. 55—65.

Эволюция фитомера у высших растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 2. С. 53—60.

1994. *Artemisia oelandica* (*Asteraceae*) в Ленинградской области // Бот. журн. Т. 79. № 3. С. 119—123.

Новый вид рода *Taraxacum* (*Asteraceae*) с Кавказа // Бот. журн. Т. 79. № 6. С. 114—116.

О двух колокольчиках (*Campanula, Campanulaceae*) из родства *C. rapunculoides* s. l. // Бот. журн. Т. 79. № 10. С. 98—100. (Совместно с С. В. Саксоновым).

О названиях некоторых лиственниц (*Larix, Pinaceae*) // Бот. журн. Т. 79. № 11. С. 90—91.

О новом для России адвентивном злаке *Diplachne fascicularis* (*Poaceae*) // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 133—134. (Совместно с В. И. Поповым).

1995. Вклад И. Ф. Шмальгаузена во флористику и систематику высших растений // Бот. журн. Т. 80. № 1. С. 86—91.

Участие Н. Н. Цвелева и подготовке «Списка растений Гербария флоры СССР» и «Списка растений Гербария флоры России и сопредельных государств»

12 видов (злаковые, заразиховые)	Т. 14. 1957
10 видов	Т. 15. 1963
5 видов (сложноцветные, горечавковые)	Т. 16. 1966
55 видов (злаки, сложноцветные)	Т. 17. 1967
51 вид (злаковые, бобовые, лилейные)	Т. 18. 1970
44 вида злаков	Т. 19. 1972
50 видов злаков (вып. 107)	Т. 20. 1975
8 видов злаков	Т. 21. 1977
50 видов (вып. 137)	Т. 27. 1990
14 видов	Т. 28. 1992

Д. В. Гельтман

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 VII 1994

УДК 92:58(470)

ВЯЧЕСЛАВ РАФАИЛОВИЧ ЗАЛЕНСКИЙ И ЕГО ВКЛАД В БОТАНИЧЕСКУЮ НАУКУ

(к 120-летию со дня рождения)

K. V. MANOJLENKO. VYATCHESLAV RAFAILOVICH ZALENSKY AND HIS CONTRIBUTION TO THE BOTANICAL SCIENCE (ON THE OCCASION OF HIS 120-th BIRTHDAY)

В. Р. Заленский (1875—1923) прожил недолгую, но насыщенную яркими событиями жизнь. В статье, посвященной его памяти, Н. И. Вавилов (1924: 100—101) писал: «Это был исключительной талантливости глубоко образованный исследователь, прекрасно владевший несколькими методами: ботаник, физиолог, эколог, анатом, цитолог, художник, прекрасный организатор, блестящий лектор, администратор».

Родился В. Р. Заленский 9 февраля 1875 г. в Чебоксарах в семье земского врача.[1] В Казани окончил гимназию и университет (Липшиц, 1950; Базилевская и др., 1957). В Казанском университете тогда преподавали и вели исследовательскую работу А. Я. Гордягин и В. А. Ротерт, оказавшие существенное влияние на становление будущего исследователя. В формировании его интересов проявились не только индивидуальные склонности юного В. Р., но и влияние богатых научных традиций казанских биологов. Казанский университет был значительным очагом просвещения и науки в России. Ботаники этого учебного и научного заведения уже с начала 60-х годов XIX в. осуществляли разработку учения Ч. Дарвина, выступали распространителями его основ. Видная роль в этом принадлежала Н. Ф. Леваковскому (1833—1898) — основоположнику Казанской ботанической школы, экспериментально изучавшему влияние факторов среды на формообразование растений, их про-

[1] Биографические данные о В. Р. Заленском содержатся в статье «На смерть профессора В. Р. Заленского» (1925), а также в некрологе, опубликованном в журнале «Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР». 1926. № 1-2. С. 9—16.

Автор приносит глубокую благодарность Марии Владимировне Чулановской, которая любезно ознакомила с интересными материалами о деятельности В. Р. Заленского.

цессы раздражимости и движения. Талантливым учеником Леваковского был Гордягин (1865—1932), который воспринял эволюционные идеи учителя, его подходы к растению и передал свои знания последующим поколениям ботаников. Он явился одним из создателей Казанской геоботанической школы и прославился трудом «Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири» (1900). В. Р. Заленскому Гордягин привил экологический метод исследования, внимание к растительным сообществам.

Анатомией и физиологией В. Р. стал заниматься под влиянием В. А. Ротерта, с именем которого связаны защита и обоснование взглядов Ч. Дарвина на сущность фототропической реакции у растений, оспариваемых Ю. Визнером и Ю. Саксом (Манойленко, 1978).

Первая работа В. Р., выполненная еще в студенческие годы и опубликованная в год окончания университета (Заленский, 1897), посвящена внутренней организации растения — клетке. Работа была проведена в развитие воззрений Ротерта — видного анатома своего времени. Внимание начинающего исследователя привлекли кристаллы щавелевокислого кальция, откладывающиеся в клетках с опробковевшими оболочками. Предшественниками В. Р. Заленского в изучении данного явления были И. П. Бородин, F. G. Kohl, A. F. Schimper, E. Zacharias.

В. Р. расширил представления о количестве растений, содержащих кристаллы щавелевокислого кальция, и распространенности их среди однодольных. Вместе с тем он сообщил, что и среди двудольных растений это явление имеет «не столь ограниченное распространение, хотя бы в семействах, близких к *Mesembryanthemaceae*» (Заленский, 1897 : 23). Он привел данные о строении оболочек кристаллоносных клеток, о форме и условиях заложения кристаллов, остановился на его причинах.

После завершения учебы В. Р. был оставлен на 2 года при Казанском университете для подготовки к деятельности профессора по физиологии растений. Этот период оказался весьма плодотворным во многих отношениях. Успешно шло накопление ботанических знаний, приобретались и совершенствовались навыки преподавания, ведения практических занятий по анатомии растений. В. Р. прошел курс анализа растений под руководством Н. В. Сорокина (1846—1909) — известного специалиста в области истории развития и систематики грибов. Во время самостоятельных исследовательских поездок им были изучены многие водоемы в окрестностях Казани и Чебоксар, описаны виды диатомовых и зеленых водорослей (Заленский, 1898—1899). В. Р. участвовал в ботанических экспедициях, возглавляемых Гордягиным, в Казанскую и Пермскую губернии, в Западную Сибирь.

Уже в эти годы проблема приспособлений растений овладевает вниманием В. Р. Заленского и становится неотъемлемой частью его исследований и публикаций. В его ранней статье «Очерк из жизни растений наших сосновых боров и лиственных лесов» (Заленский, 1899) рассматриваются сравнительные материалы о приспособлениях, способствующих уменьшению испарения растением. Отличительной чертой этой статьи В. Р., как и всех последующих (и особенно научно-популярных работ), является стиль изложения материала, нередко близкий к художественному. Автор по сути фотографично описывает растительные формации, местообитания растений, приглашает читателя на ботаническую экскурсию: «Проходя близ берега болота, вы замечали высокие, красивые стебли камыша с плавно качающимися от тихого ветра метелками, возвышающиеся над густым светло-зеленым ковром осок черные бархатистые шишки рогозника (*Typha latifolia*); здесь же вы видели и нежно-голубые цветы болотной незабудки, смотрящейся в изборожденную течением поверхность впадающего в болото маленького ручейка, и мелкие белые цветочки частухи (*Alisma Plantago*) с крупными овальными листьями, напоминающими листья нашего подорожника» (Заленский, 1899 : 28).

В 1899 г. В. Р. Заленский переезжает в Киев и начинает работать в должности ассистента на кафедре анатомии и физиологии растений недавно открытого Киевского политехнического института. Ботаническую кафедру возглавлял Е. Ф. Вотчал (1864—1937), также питомец Казанского университета, начинавший свои исследования в Москве под руководством К. А. Тимирязева. Н. А. Максимов (1947 : 228) особо отмечал усилия Вотчала в привлечении «к себе многочисленных учеников, позднее составивших основные кадры физиологов растений на Украине. Из них самым выдающимся был В. Р. Заленский».

В киевский период жизни ученый развивал исследования в области экологической анатомии и физиологии растений и сосредоточил внимание на выяснении механизмов связи формы и функции растения со средой.

Отправным моментом в этой работе были наблюдения за строением листьев растений различных местообитаний. Были установлены различия между водными растениями, обитателями степей и тенистых лесов в жилковании, в наличии водозапасающих трахеид.

Данные о том, что в листьях растений, обитающих на открытых сухих местах, сеть жилок развита гораздо сильнее, чем у растений тенистых лиственных лесов, В. Р. опубликовал в России и в Германии (Заленский, 1902б; Zalenski, 1902). Результаты наблюдений были доложены им на XI Съезде русских естествоиспытателей и врачей, проходившем в С.-Петербурге в декабре 1901 г. и явившемся значительным событием в жизни научного общества. Съезд способствовал развитию творческого взаимодействия ученых, собравшихся из разных городов России, Германии, Польши, Чехословакии. Председатель секции ботаники Х. Я. Гоби особо отметил задачу сплочения ботаников, объединенных общей идеей познания мира растений. Почетными председателями XI Съезда были А. С. Фаминцын, М. С. Воронин, К. Е. Мерклин, А. А. Фишер-фон-Вальдгейм, а почетным секретарем — В. Р. Заленский. В его научном докладе «О характере нервации в листьях некоторых растений» была отмечена зависимость анатомического показателя растения от условий его обитания. В. Р. говорил: «В тех случаях, когда различные экземпляры одного вида были находимы при различных условиях, длина сосудистых пучков на единицу поверхности была неодинакова. Она уменьшается при большей влажности» (Заленский, 1902б : 109).

Развитию научных контактов во многом способствовали общества естествоиспытателей при университетах России.

В. Р. был действительным членом Киевского общества естествоиспытателей, основанного в 1869 г., куда он был принят по рекомендации Вотчала 21 декабря 1899 г. Он принимал деятельное участие в заседаниях общества, в проходивших там дискуссиях, выступал с докладами, участвовал в ботанических экспедициях, организуемых этим научным объединением. В. Р. Заленский разработал совместно с Е. Ф. Вотчалом, С. Г. Навашиным, В. В. Финном и Н. В. Цингером план изучения флоры Киевской губернии.

В феврале 1903 г., как это следует из протоколов Киевского общества естествоиспытателей, он сделал доклад под названием «О неодинаковом анатомическом строении различных листьев одного и того же растения» (Заленский, 1905). В обсуждении приняли участие О. В. Баранецкий, В. И. Беляев, К. А. Пуриевич и др. Это сообщение явилось как бы эскизом будущего более детального исследования, которое в последующие годы постоянно расширялось, обессмертило имя ученого и вошло в «золотой» фонд ботанической науки. Речь идет о главном труде В. Р. Заленского (1904а) «Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений», опубликованном в Известиях Киевского политехнического института. Эта работа была защищена ученым в 1905 г. в Харьковском университете в качестве магистерской диссертации.

В. Р. изучал строение листьев в зависимости от их положения на стебле и установил между ними заметные различия по ряду анатомо-морфологических признаков. Оказалось, что листья верхних ярусов в отличие от нижележащих имеют меньшие размеры клеток верхнего и нижнего эпидермиса, более густую сеть жилок, большее число устьиц на единицу листовой поверхности с одновременным уменьшением их размеров.

Верхние листья, как отмечал В. Р., отличались более мощным развитием кутикулы. Различия затрагивают и основную ткань листа — мезофилл: его клетки у вышесидящих листьев имеют меньшие размеры. Было установлено также, что у листьев верхних ярусов по сравнению с листьями нижних сильнее развиты механические ткани.

В. Р. Заленский выполнил большой объем работ. От первых наблюдений за нервацией листьев он перешел к сбору обширного фактического материала, к точным количественным измерениям всех анатомических элементов листа, а затем к их анализу, обобщению, выявлению корреляций с функциями растительного организма.

Он исследовал множество растений, принадлежащих к различным видам, родам и семействам однодольных и двудольных, живущих при самых разнообразных экологических условиях. И во всем этом многообразии он открыл и обосновал общую закономерность: «...чем выше сидит данный лист на стебле, тем более ксерофильным строением он обладает в сравнении с другими нижесидящими листьями этого же экземпляра» (Заленский, 1904а : 7). Напомним, что причину этой, по емкой характеристике Максимова, «поразительной правильности» В. Р. видел в различии режимов водоснабжения листьев верхних и нижних ярусов. Вышесидящие листья находятся, по его наблюдениям, в условиях большей физиологической сухости (внешней и внутренней), что и определяет их ксероморфное строение.

Работы В. Р. далеко не сразу получили распространение и мировой отклик, хотя и были опубликованы не только в русских, но и в немецком издании (Zalenski, 1902), включены Ротертом в статью «Ткани растений» в составе широко известного «Handwörterbuch der Naturwissenschaften» (Rothert, 1913). Замалчивание установленной В. Р. универсальной закономерности в мире растений, последующее ее переоткрытие зарубежными учеными (Yapp, 1912) уже получили освещение и объяснение в историко-научной литературе (Белоконь, 1961). В связи с этим еще Н. А. Максимов (1926 : 326) отмечал, что работа В. Р. долгое время оставалась неизвестной не только иностранным ученым, но и русским, кроме В. В. Колкунова (1913), которые очень мало использовали его «богатое идеями и фактическим материалом исследование». Оно нашло подтверждение в работе О. В. Якушкиной и Н. И. Вавилова (1912), выполненной на нескольких расах овса. Научные достижения В. Р., признанные в настоящее время приоритетными, стали отправными для последующих наблюдений и опытов, составили тему обсуждения (Александров и др., 1921; Максимов, 1926; Львов, Фихтенгольц, 1936; Василевская, 1941, 1950; Раздорский, 1949; Синнот, 1963, и др.). Его концепция и ее обоснования получили развитие на растениях различных местообитаний и систематических групп, например на хвойных (Моисеева, 1938). Сам же В. Р. на протяжении всей своей последующей деятельности продолжал и углублял начатые ранее исследования. Они были связаны между собой и вылились в целостную систему наблюдений и экспериментов эколого-физиологического направления.

В. Р. Заленский пришел к заключению, что установленные им закономерности затрагивают не только анатомо-морфологические признаки растений, но и их физиологические процессы. Им было показано, что осмотическое давление клеточного сока «правильно» повышается от нижних листьев к верхним листьям побега (Заленский, 1912а, 1915а). Первое сообщение по этому вопросу В. Р. сделал на заседании Киевского общества естествоиспы-

тателей в 1911 г. Изучая растения, живущие при различных условиях влажности (тенистые лиственные леса, освещенные лесные и луговые поляны, сухие песчаные склоны и степи), ученый отметил, что величина их осмотического давления определяется местообитанием.

Последующие серии его опытов, где объектами являлись различные виды и жизненные формы (травянистые растения, деревья и кустарники), подтвердили ранее выявленную им особенность вышесидящих листьев (Заленский, 1918а). В. Р. установил также, что величина осмотического давления клеточного сока неоднозначна в различных участках листа. Оказалось, что в клетках эпидермиса она возрастает от основания листа к его верхушке (Заленский, 1918б, в).

Эти работы В. Р. Заленского проложили путь к разработке вопроса о связи осмотического давления растения с засухоустойчивостью (Fitting, 1911; Ильин и др., 1915; Келлер, 1920, и др.). И здесь нельзя не обратиться к свидетельству Б. А. Келлера: «В. Р. Заленский начал соответствующие наблюдения едва ли не раньше Г. Фиттинга и накопил очень большой материал, который, однако, при своей жизни не успел опубликовать. Об этом материале мне известно из личных бесед с В. Р. А о том, как рано начал он свои работы по осмотическому давлению, свидетельствуют „Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей за 1911 г.“» (Келлер, 1926 : 37). Этот взгляд на приоритетный характер работ Заленского разделял и Максимов (1926). «Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей», ставшие библиографической редкостью, действительно содержат малоизвестные сведения о работах В. Р. Заленского. Так, например, в мае 1914 г. он сделал доклад на тему «Осмотическое давление и нервация у суккулентов», в прениях по которому выступили Е. Ф. Вотчал, С. Г. Навашин, В. Н. Хитрово. Уже в этом докладе В. Р. привел данные о разнообразии ксерофитов на примере суккулентов. Занимаясь изучением осмотического давления у суккулентов, представителей разных семейств, он определил, что его величина зависит от условий местообитания, фактора влажности. Он подметил и проанализировал следующий, в то время еще не описанный факт: «Интересно, что растения, принадлежащие к одному и тому же роду (например, *Saxifraga*), перешедшие на путь суккулентного строения и оставившие пластинчатые листья, резко разнятся между собой противоположным развитием величины нервации, диаметра клеток и осмотического давления» (Заленский, 1915а : 61).

Проблема засухоустойчивости растений постепенно становится ключевой в деятельности В. Р. С целью ее изучения он побывал во многих странах, в частности в 1910 г. в Египте и Палестине. Он способствовал доказательству несостоятельности распространенного в ботанике в конце XIX—начале XX вв. транспирационного критерия засухоустойчивости, предложенного A. Schimper. Последний, как известно, утверждал, что ксерофиты характеризуются низкой интенсивностью транспирации. В. Р. на примере более ксероморфных верхних листьев наблюдал иную картину (Заленский, 1923а).

В киевский период жизни В. Р. не только занимался чисто исследовательской и преподавательской деятельностью, но и активно выступал как популяризатор ботанических знаний. В период с 1902 по 1907 г. в журналах «Естествознание и география», «Вестник знания», «Ежегодник Коллегии Павла Галагана», «Земледелец» появлялись его статьи о растениях. Несколько статей освещали вопросы движения растений. В. Р. Заленский изложил материалы по геотропизму корней, рассмотрел движения вьющихся и лазящих растений, специальный очерк посвятил опытам Ч. Дарвина по фототропизму и их подтверждению в исследованиях Ротерта (Заленский, 1902б, в, 1904б, 1907а, б). Эти работы имели не только просветительское, но и научное значение, ибо В. Р., специально подбирая фактические данные об организации функции движения у растений, ее адаптивном значении, содействовал обоснованию

положения об единстве органического мира. Можно сказать, что эти его статьи лежали в русле исследований не только В. А. Ротерта, но и Н. Г. Холодного по экспериментальному развитию фитофизиологического наследия Ч. Дарвина, логически связанного с эволюционной теорией, ее доказательством. Хотя В. Р. шел в науке самостоятельным путем, он следовал в ботанике общебиологическим подходам и воззрениям, которые воспринял от своего учителя Ротерта. Это обстоятельство четко проявилось и в его исследованиях хромопластов (Заленский, 1912б, 1919а), изучением которых в вегетативных органах растений, как известно, успешно занимался Ротерт (Манойленко, 1978). Тему пигментов (образования антоциана) В. Р. рассмотрел с точки зрения влияния факторов среды (Заленский, 1900, 1917а).

Все наиболее значимые события в развитии ботанической науки, свидетелем которых был В. Р., находили отклик и освещение в его просветительской деятельности.

В статье «Психо-физиологические явления в растительных организмах» (1907а) он, как и его выдающийся современник А. С. Фаминцын (1898), протестует против чрезмерного увлечения фитофизиологов методами физики и химии. Он ратует за разработку тонких процессов жизнедеятельности растений: «Но оставлять без внимания вопросы жизни, кажущиеся с первого взгляда как бы недоступными физико-химическому исследованию, можно было только до тех пор, пока продолжалось увлечение физиологией, рассматриваемой исключительно только как физика и химия живых существ» (Заленский, 1907а : 76). Ученый выступал за изучение явлений, долгое время находившихся в полном пренебрежении у физиологов, — явлений наследственности и раздражимости, благодаря которому окончательно разрушится граница между растениями и животными.

Таким образом, становится очевидной еще одна малоизвестная ныне видная роль В. Р. Заленского — его участие в движении ботаников России за восприятие, защиту, распространение и разработку эволюционно-физиологических идей Ч. Дарвина.

Обращает на себя внимание и другая серия научно-популярных статей В. Р., в которой освещаются вопросы опыления и оплодотворения цветковых растений. Следует вспомнить, что ранее И. П. Бородин (1888 : 117) подвел итоги изучения этих явлений в XIX в. и поставил задачи для будущих исследователей, и прежде всего в плане выяснения физиологической сущности и биологического значения процессов опыления и оплодотворения. Заленский (1903а, б), используя в своих статьях достижения науки конца XIX—начала XX вв. и следуя Бородину, рассмотрел разнообразие форм организации и осуществление репродуктивной функции в мире растений, оттенив их адаптивное содержание, диктуемое стратегией поддержания жизни вида.

Другие обзорные работы В. Р. также будили мысль, знакомили читателя с особенностями жизни растений, достижениями биологии. Таковы статьи «О зимовке растений» (1902г), «Семена и их прорастание» (1903в), «О физиологической роли клеточного ядра» (1906), «Мировая роль зеленого растения» (1908а).

Помимо Киевского политехнического института В. Р. Заленский преподавал еще на Киевских высших женских курсах и в Киевском университете, где он читал лекции по систематике, теории видообразования, экологической географии растений. Кроме того, в течение 7 лет (1903—1910) он вел уроки естествознания в Коллегии Павла Галагана, известном тогда в Киеве среднем общеобразовательном учебном заведении. До его прихода в Коллегию естествознание там не преподавалось. Историк науки Б. Е. Райков (1960 : 216) отмечал: «...естествознание в течение долгого времени было пасынком русской школы». Заслуга В. Р. заключалась в том, что он не только вывел этот предмет на одно из видных мест в программе обучения, но и возбудил к

нему интерес у учащихся. Преподаватели Коллегии Павла Галагана в своем благодарственном адресе, обращенном к В. Р. Заленскому, в декабре 1910 г. писали: «В ряды Ваших учеников поступали юноши, которых школа в детские годы не приучила сознательно относиться к тому, что они видят и слышат, и не пробудила в них любви к природе. Один учебный год, проведенный юношами в Коллегии под Вашим руководством, совершенно перерождал их: они приучались не только наблюдать окружающие их явления, но научились отличать существенное от случайного и развивали способность к обобщениям». В. Р. организовал там же еще вечерние лекции для педагогического персонала. В адресе есть такие строки: «...благодаря лекциям... и мы, при Вашем талантливом популярном изложении, знакомились с новыми победами ума человеческого в широкой области естественных наук». [2]

Стремясь ознакомиться с постановкой преподавания ботаники за рубежом, В. Р. в разные годы ездил в Англию, Германию, Францию.

Эрудиция В. Р. Заленского, знание им мира растений, мастерство в изложении материала наиболее полно проявились при создании учебной ботанической литературы для высших и средних учебных заведений (1908б, 1911, 1917б). В 1913 г. он выпустил в свет «Учебник физиологии растений для средних учебных заведений», а спустя 2 года опубликовал руководство по фитофизиологии для высшей школы (1915б). В разделе «От автора» он писал (Заленский, 1915б : 1): «Мне неоднократно приходилось слышать замечания по поводу отсутствия в русской учебной литературе руководства, в котором достаточно подробно и современно изложены были бы главы о росте, движениях и явлениях раздражимости у растительных организмов. Превосходный учебник В. А. Ротерта давно уже разошелся и является библиографической редкостью, в образцовом же и так сильно распространенном у нас руководстве проф. В. И. Палладина главное внимание обращено на вопросы питания и превращения веществ в растениях». В. Р. Заленский, идя навстречу пожеланиям читателей, создал учебники, в которых обширные разделы посвятил вопросам роста, движения и раздражимости у растений. Оба руководства по физиологии растений прекрасно иллюстрированы.

Кроме того, Заленский (1923б) осуществил большую работу по авторизованному переводу, редактированию и дополнениям к 11-му изданию известной книги О. Шмейля «Растения», вышедшему в Берлине, в издательстве «Русская книга».

Первая мировая война круто изменила жизнь В. Р. Заленского. Киевский политехнический институт в 1915 г. был эвакуирован в Саратов, приехал сюда и В. Р.

В Саратове перед В. Р. Заленским открылась возможность углубленного изучения приспособлений растений к перегреву и обезвоживанию в местах их естественных обитаний. Поэтому, когда появились условия для возвращения преподавателей и студентов Политехнического института в Киев, В. Р. принял решение остаться в Саратове на постоянное жительство. Здесь он работал в Сельскохозяйственном институте и на Саратовской областной сельскохозяйственной опытной станции. Создание последней в первом десятилетии XX в. было обусловлено необходимостью улучшения сортового качества местных пшениц в связи с увеличением экспорта зерна из России. В 1916 г. по инициативе В. Р. Заленского на Станции был организован Отдел прикладной ботаники, который провел большую работу по изучению дикорастущей флоры Нижне-Волжской области. Особое внимание было обращено на лекарственные растения, на выявление перспективных для медицины видов.

[2] Этот адрес хранится в архиве семьи О. В. Заленского и предоставлен нам для цитирования М. В. Чулановской.

С 1917 г. В. Р. Заленский заведует Саратовской областной сельскохозяйственной опытной станцией и одновременно становится ректором Саратовского сельскохозяйственного института, где он пользовался огромным уважением студентов и профессоров. Его энтузиазм ученого и талант администратора помогли сплотить научный коллектив, несмотря на суровое время гражданской войны, и сохранить Станцию как крупное научно-исследовательское учреждение. Заленский (1922 : 135) развивал и проводил в жизнь сформулированный им тезис: «Экология и физиология должны служить путеводным маяком при эволюции сельского хозяйства». Под его руководством изучались вопросы засухоустойчивости и водного режима растений. Эта тема определялась его личными научными интересами, местоположением Станции, находящейся на юго-востоке европейской части России, и задачами сельского хозяйства этого района. В. Р. и его сотрудники собрали ценные материалы по этим вопросам. Его работы явились существенным дополнением представлений о ксерофитах, которые имели место в науке того времени (Манойленко, 1983). Он обосновал новый взгляд на природу их приспособлений, описал признаки ксерофильности, более мелкие и менее известные ученым. Он выявил неоднородный характер ксерофитов, предложил дифференциацию их на ряд биологических групп (Заленский, 1920). «Природа, — писал он, — идя по пути выработки форм, борющихся с засухой, не пошла по одному пути. Слепой случай представлял различные возможности, и здесь мы имеем целый ряд разнообразных особенностей, которые у одних форм более развиты, у других менее. Различными путями естественный отбор вел борьбу в природе при выработке устойчивых форм» (Заленский, 1922 : 126).

Ученый наметил пути селекции растений на засухоустойчивость, рекомендовал использовать опыт самой природы, вести отбор по комплексу признаков.

О новых подходах к изучению ксерофитов и данных о действии высокой температуры на состояние устьичного аппарата В. Р. Заленский сообщил участникам I Всероссийского съезда ботаников, который прошел в Петрограде в 1921 г. (Заленский, 1921а, б). Этот съезд был примечателен во многих отношениях. На нем были подняты вопросы теоретического характера: энергетической трактовки эволюционного процесса (В. Л. Комаров), видообразования у растений (В. Л. Комаров), происхождения покрытосемянности (Б. М. Козо-Полянский), рассматривались проблемы экологии (Л. А. Иванов, Б. А. Келлер, Н. А. Максимов).

Высокую оценку специалистов (Максимов, 1926) получили исследования В. Р. Заленского в области физиологического воздействия мглы на растения. Он определил сущность явления, раскрыл механизм поведения замыкающих клеток устьиц в условиях действия высоких температур, сопряженных с высокой сухостью воздуха (Заленский, 1923а). И в этом случае ученый констатировал различие растений по их выносливости ко мгле, дал рекомендации по вопросам селекции на засухоустойчивость, районирования культур (Заленский, 1921в, г, 1922).

Научно-исследовательская деятельность В. Р. в Саратове шла и по другим направлениям. Он изучал физиологические особенности сорных растений, выяснял малоизвестные в ботанике условия прорастания их семян, выступал за разработку биологических методов борьбы с сорняками. Интересны его опыты с одним из сорных видов семейства амарантовых, широко распространенных в посевах яровой пшеницы на Юго-Востоке России. Он показал, что механическая обработка семян амаранта способствует их дружной всхожести; кроме того, он установил влияние света и температуры на этот процесс (Заленский, 1918г, 1919б). Н. И. Вавилов (1924 : 101) писал: «Эти работы являются шедевром в смысле изящества, в смысле уменья глубоко и интересно подходить к практическим вопросам опытной агрономии».

Благодаря энергии и инициативе В. Р. Заленского стали выходить в свет уже в 1918 г. «Известия Саратовской областной опытной станции». Для того времени это было примечательное событие, ибо давало возможность ученым обмениваться результатами своих исследований, стимулировало их труд и мысли.

Ярким событием того времени стал III Всероссийский съезд по селекции и семеноводству, который прошел в Саратове в июне 1920 г. В. Р. Заленский был в числе его деятельных участников. Он был членом комиссии по организации съезда, возглавляемой Вавиловым. В. Р. выступил с докладом на тему «О признаках ксерофильности у растений» (Заленский, 1920). Широкую известность съезду принес доклад Вавилова (1987) «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», фундаментальное значение которого одним из первых признал В. Р. После прочтения Вавиловым доклада и долгих аплодисментов присутствующих именно он произнес емкие и памятные многим слова: «Съезд стал историческим. Это биологи приветствуют своего Менделеева» (Короткова, 1978 : 60).

Между Вавиловым и Заленским существовали тесные дружеские связи. Их сближала общность биологического мировоззрения, стремление познать природу иммунитета растений. Эта сторона биографий обоих ученых еще ждет более развернутого рассмотрения. Здесь же отметим, что уже после III Всероссийского селекционного съезда, в августе 1920 г., В. Р. принял участие в экспедиции в Нижнее Поволжье по изучению полевых культур этого края. Экспедицию организовал Вавилов (1922), высоко ценивший Заленского как ученого и человека. В своей работе «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» он отметил: «Многими полезными указаниями по методике определения осмотического давления плазмалитическим путем мы обязаны проф. В. Р. Заленскому» (Вавилов, 1986 : 181).

Отдавая дань способности Заленского к широким ботаническим обобщениям, его таланту экспериментатора, знаниям многообразия мира растений, Вавилов предложил ему переехать в Петроград и занять пост заведующего физиологической лабораторией в возглавляемом им Отделе прикладной ботаники и селекции. В. Р. согласился. В мае 1923 г. Заленский был избран в состав Государственного института опытной агрономии в Петрограде. Однако из-за внезапной смерти 4 июля 1923 г. его планам переезда из Саратова в город на Неве и совместной работы с Н. И. Вавиловым не суждено было сбыться.

Преждевременная кончина не позволила В. Р. Заленскому до конца реализовать свой творческий потенциал. Но его идеи и научные устремления нашли отражение и продолжение в исследованиях его учеников и сотрудников, которые всегда были и в Киеве, и в Саратове. Так, например, работа по изучению ржано-пшеничных гибридов была завершена М. В. Дорошенко (Заленский, Дорошенко, 1925).

В. Р. Заленский создал новое оригинальное направление исследований в ботанике, в таких ее разделах, как физиология и экология. Во всех его конкретных материалах и их обобщениях содержится мысль о союзе ботаники и эволюционной теории.

Этот последний аспект научного наследия В. Р. Заленского остается за рамками анализа и даже упоминаний в исследованиях, посвященных истории эволюционной теории в плане развития ее взаимодействий с отдельными отраслями биологии. Материалы специальных работ В. Р. Заленского в направлении экологических анатомии и морфологии, физиологии растений еще не получили осмысления с эволюционных позиций. Между тем их автор внес реальный вклад в познание процесса эволюции, ее движущих сил и закономерностей. Наиболее значительным здесь является установленный им закон об изменениях в строении и функциях листьев в пределах одного и того же растения, определяемых условиями их водоснабжения в зависимости от яруса.

В. Р. Заленский предложил науке конкретный ботанический материал, имеющий непосредственное отношение к разработке общей проблемы морфологических закономерностей эволюции. Речь идет о его втором законе, согласно которому «сильное развитие одного какого-либо ясного признака ксерофильности часто ослабляет развитие других» (Заленский, 1920 : 38). По сути дела эти выводы В. Р. Заленского, на которые особое внимание обратила В. К. Василевская (1941), прокладывали путь к познанию всех тех закономерностей, всех тех общих принципов, на которых основано приспособительное реагирование организма на условия среды.

Существенное значение для подтверждения учения Ч. Дарвина об естественном отборе как факторе эволюции, отсутствии в нем целенаправленности имеют его оригинальные материалы о дифференциации ксерофитов, их многообразии. В них указывается на множественность способов приспособления представителей этой экологической группы к одной и той же аридной среде. У одних растений это летний период покоя, у других проблема устойчивости решается с помощью длинной, хорошо разветвленной корневой системы. У представителей следующей группы ксерофитов, согласно наблюдениям В. Р. Заленского, растения усиленно защищены от испарения анатомо-морфологическими средствами, высоким осмотическим давлением клеточного сока. Следует подчеркнуть, что здесь ученый одним из первых в науке привел классификацию ксерофитов. В последующие годы исследования в этом направлении продолжались, совершенствовались подходы к системам дифференциации растений по способам их реагирования на перегрев и обезвоживание (Генкель, 1946, 1982).

Вместе с тем в работах В. Р. Заленского по вопросам засухоустойчивости растений получила развитие проблема адаптациогенеза. В них содержатся фактические доказательства эколого-морфологического и эколого-физиологического характера, подтверждающие положение об адаптивном содержании эволюции (Заленский, 1921б, 1922).

Известные генетики Т. К. Лепин, Я. Я. Лус и Ю. А. Филипченко (1925), развивая идеи Ф. Гальтона о наследовании одаренности, поставили задачу рассмотрения виднейших представителей отечественной науки, связанных между собой родственными узами. Актуальность начатой ими работы сохраняется и очевидна в свете необходимости изучения условий формирования научных элит, выяснения действующих в этом процессе факторов. С этих позиций интересна замечательная фамилия Заленских. Дело, начатое В. Р. Заленским по развитию экологической физиологии растений, успешно продолжил его сын Олег Вячеславович Заленский (1915—1982). Об этом свидетельствуют его труды (О. В. Заленский, 1977, 1982) и обобщающие статьи о его вкладе в ботаническую науку (Семихатова и др., 1983; Семихатова, 1984).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Александрова О. Г., Тимофеев А. С. Водоснабжение листа и его строение // Зап. Науч.-прикл. отд. Тифлисск. бот. сада. 1921. Вып. 2. С. 85—106.

Базилевская Н. А., Мейер К. И., Станков С. С., Щербакова А. А. Выдающиеся отечественные ботаники. М., 1957. 442 с.

Белоконь И. П. История открытия закономерности Заленского и новейшие исследования по ее изучению // Тр. Ин-та истории естествознания и техники АН СССР. 1961. Т. 36. Вып. 8. С. 305—309.

Бородин И. П. Процесс оплодотворения в растительном царстве. СПб.—М., 1888. 118 с.

Вавилов Н. И. Полевые культуры Юго-Востока. Пгр., 1922. 228 с.

Вавилов Н. И. Памяти Вячеслава Рафаиловича Заленского // Изв. Гос. ин-та опытной агрономии. 1924. Т. 2. № 3. С. 100—102.

Вавилов Н. И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1986. 519 с.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л., 1987. 259 с.

Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1941. Вып. 14. № 62. С. 48—158.

Василевская В. К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 264—281.

Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. 1946. Т. 5. Вып. 1. С. 1—237.

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1982. 278 с.

Заленский В. Р. О кристаллоносных клетках с опробковелыми оболочками // Тр. О-ва естествоисп. Казанск. ун-та. 1897. Т. XXX. Вып. 6. С. 1—28.

Заленский В. Р. Материалы к флоре водорослей Казанской губернии // Протоколы заседаний О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. 1898—1899. Т. XXX. Приложение. № 178. С. 1—16.

Заленский В. Р. Очерк из жизни растений наших сосновых боров и лиственных лесов // Естествозн. и геогр. 1899. № 6. С. 28—43.

Заленский В. Р. К вопросу о появлении красного клеточного сока в листьях растений // Естествозн. и геогр. 1900. № 2. С. 68—71.

Заленский В. Р. О так называемых запасающих трахеидах в листьях некоторых растений нашей флоры // Дневник XI Съезда русских естествоисп. и врачей. СПб., 1902а. С. 108—109.

Заленский В. Р. О характере нервации в листьях некоторых растений // Там же. 1902б. С. 109.

Заленский В. Р. О геотропизме корней // Естествозн. и геогр. 1902в. № 9-10. С. 53—70.

Заленский В. Р. О зимовке растений // Естествозн. и геогр. 1902г. № 1. С. 1—12; № 2. С. 1—12.

Заленский В. Р. Цветение и плодоношение растений // Ведомости сельск. хоз. и промышл. 1903а. № 3. С. 7—8; № 5. С. 7—9; № 9. С. 7—9; № 11. С. 10—12; № 17. С. 9—11; № 21. С. 9—11.

Заленский В. Р. Опыление и оплодотворение у цветковых растений. Киев, 1903б. 32 с.

Заленский В. Р. Семена и их прорастание // Земледелец. 1903в. № 11. С. 486—492; № 12. С. 543—550.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политех. ин-та. 1904а. Год IV. Кн. I. 209 с.

Заленский В. Р. Усики растений // Естествозн. и геогр. 1904б. № 7. С. 1—16.

Заленский В. Р. О неодинаковом анатомическом строении различных листьев одного и того же растения // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1905. Т. XIX. С. VII—VIII.

Заленский В. Р. О физиологической роли клеточного ядра // Вестник знания. 1906. № 1. С. 151—156.

Заленский В. Р. О психо-физиологических явлениях в растительных организмах // Ежегодник Коллегии Павла Галагана. Киев, 1907а. Год 11. С. 75—87.

Заленский В. Р. О гелиотропизме растений // Там же. 1907б. Год 12. С. 23—30.

Заленский В. Р. Мировая роль зеленого растения // Там же. 1908а. Год 13. С. 1—25.

Заленский В. Р. Учебник ботаники (морфология и систематика растений) для средних учебных заведений. Киев, 1908б. 167 с.

Заленский В. Р. Учебник природоведения для низших классов средних учебных заведений. Ч. II. Растения. СПб., 1911. 132 с.

Заленский В. Р. Осмотическое давление и испарение различных листьев одних и тех же растений // Протоколы заседаний Киевск. о-ва естествоисп. за 1911 г. 1912а. С. 50—51.

Заленский В. Р. Включения каротина в хлоропластах *Adoxa Moschatellina* // Там же. 1912б. С. 51.

Заленский В. Р. Физиология растений для средних учебных заведений. 4-е изд. Киев, 1913. 140 с.

Заленский В. Р. Осмотическое давление и нервация у суккулентов // Протоколы заседаний Киевск. о-ва естествоисп. за 1914 г. 1915а. С. 60—61.

Заленский В. Р. Краткое руководство по физиологии растений для высших учебных заведений. Пгр.—Киев, 1915б. 294 с.

Заленский В. Р. К вопросу об образовании антоциана // Зап. Киевск. о-ва естествоисп. 1917а. Т. XXV. Вып. 2. С. 39—47.

Заленский В. Р. Учебник ботаники (морфология и систематика растений) для средних учебных заведений. 6-е изд. Киев, 1917б. 123 с.

Заленский В. Р. Осмотическое давление клеточного сока в листьях различных этажей // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1918а. Т. I. Вып. 5-6. С. 33—43.

Заленский В. Р. Осмотическое давление клеточного сока в различных участках листа // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1918б. Т. I. Вып. 3-4. С. 37—42.

Заленский В. Р. О методах определения осмотического давления клеточного сока в листьях растений // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1918в. Т. I. Вып. 2. С. 77—78.

Заленский В. Р. Материалы к биологии прорастания сорняков. I. Влияние механических повреждений на прорастание семян *Amaranthus retroflexus* L. // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1918г. Т. I. Вып. 1. С. 1—8.

Заленский В. Р. О хромопластах в вегетативных органах у *Adoxa Moschatellina* L. // Журн. Русск. бот. о-ва. 1919а. Т. 4. № 1-4. С. 104—110.

Заленский В. Р. Материалы к биологии прорастания сорняков. II. Влияние света и температуры на прорастание семян *Amaranthus retroflexus* L. // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1919б. Т. II. Вып. 1-3. С. 34—44.

Заленский В. Р. О признаках ксерофильности у растений // Тр. III Всероссийск. съезда по селекции и семеноводству в г. Саратове. 1920. Вып. 1. С. 38—40.

Заленский В. Р. О действии высоких температур на состояние устьичного аппарата у растений // Дневник I Всероссийск. съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г. Пгр., 1921а. С. 62—63.

Заленский В. Р. О признаках ксерофилии у растений Юго-Востока // Там же. 1921б. С. 63—64.

Заленский В. Р. О физиологическом воздействии мглы на растения // Там же. 1921в. С. 63.

Заленский В. Р. О физиологическом действии мглы на растения // Изв. Саратовск. обл. с.-хоз. опытной станции. 1921г. Т. III. Вып. 1. С. 1—20.

Заленский В. Р. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-Востока // Сельское и лесное хозяйство. 1922. № 1-2. С. 125—135.

Заленский В. Р. О величине транспирации верхних и нижних листьев растений // Изв. Саратовск. с.-хоз. ин-та. 1923а. Т. I. Вып. 1. С. 13—16.

Заленский В. Р. (Перевод, редакция, дополнения). О. Шмейль. Растения. 11-е изд. Берлин, 1923б. 136 с.

Заленский В. Р., Дорошенко А. В. Цитологическое исследование ржано-пшеничных гибридов // Тр. по прикл. бот. и сел. 1925. Т. 14. Вып. 1. С. 185—203.

Заленский В. Р., Тиховская З. П. Анатомические коэффициенты в многоярусных сообществах // Дневник I Всероссийск. съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г. Пгр., 1921. С. 65.

Заленский В. Р., Шефер Е. А. Влияние анестезирующих веществ на осмотическое давление клеточного сока // Там же. С. 65.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л., 1977. 56 с. (37-е Тимирязевское чтение).

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблема взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1982. 48 с.

Ильин В. С., Назарова П. С., Островская М. К. Осмотическое давление в корнях и листьях в зависимости от влажности местообитаний растений // Изв. Академии наук. Пгр., 1915. № 8. С. 749—768.

Келлер Б. А. Некоторые результаты наблюдений над осмотическим давлением клеточного сока у растений разных местообитаний и экологических типов // Журн. русск. бот. о-ва. 1920. Т. 5. С. 84—92.

Келлер Б. А. Растение и засуха с точки зрения сельского хозяйства // Природа и сельское хозяйство засушливопустынных областей СССР. 1926. № 1-2. С. 1—108.

Колкунов В. В. К вопросу о соотношении анатомических коэффициентов и физиологических свойств растения // Журн. опытной агрономии. 1913. Т. 14. Кн. 6. С. 321—340.

Короткова Т. И. Н. И. Вавилов в Саратове (1917—1921). Саратов, 1978. 118 с.

Лепин Т. К., Лус Я. Я., Филипченко Ю. А. Действительные члены Академии наук за последние 80 лет (1846—1924) // Изв. Бюро по евгенике. 1925. № 3. С. 4—82.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. Т. 3. М., 1950. 488 с.

Львов С. Д., Фихтенгольц С. С. К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. IV. Эксперим. ботаника. 1936. Вып. 2. С. 149—223.

Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., 1926. 432 с.

Максимов Н. А. Физиология растений // Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. С. 211—273.

Манойленко К. В. Владислав Адольфович Ротерт. Л., 1978. 139 с.

Манойленко К. В. Эволюционные аспекты проблемы засухоустойчивости растений. Л., 1983. 244 с.

Моисеева М. Н. Об анатомическом строении хвои и древесины украинской сосны // Сб. работ, посвященных памяти акад. А. В. Фомина. Киев, 1938. С. 241—301.

На смерть профессора В. Р. Заленского // Изв. Саратовск. ин-та сельск. хоз. и мелиорации. 1925. Вып. II. С. 1—5.

Некролог. В. Р. Заленский (1875—1923) // Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР. 1926. № 1-2. С. 9—16.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

Райков Б. Е. Положение естествознания в современной школе // Пути и методы натуралистического просвещения. М., 1960. С. 216—226.

Семихатова О. А. Проблемы фотосинтеза и дыхания в работах О. В. Заленского // Физиол. раст. 1984. Т. 31. Вып. 1. С. 180—187.

Семихатова О. А., Вознесенский В. Л., Филиппова Л. А. Памяти Олега Вячеславовича Заленского (4 IX 1915—12 XII 1982) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1270—1277.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

Фаминцын А. С. Современное естествознание и психология. СПб., 1898. 216 с.

Якушкина О. В., Вавилов Н. И. Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами // Журн. опытной агрономии. 1912. Т. 13. Кн. 6. С. 830—861.

Fitting H. Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen // Z. Bot. 1911. Jg. 3. H. 4. S. 209—275.

Rothert W. Gewebe der Pflanzen // Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, 1913. Bd 4. S. 1144—1284.

Rothert W., Zalenski W. Ueber eine besondere Kategorie von Krystallbehältern // Bot. Centr. 1899. Bd 53. H. 2/3. S. 33—50, 97—106, 145—204, 241—243.

Yapp R. H. Sprirala Ulmaria and its bearing on the problem of xeromorphy in marsh plants // Ann. Bot. 1912. N 26. P. 815—870.

Zalenski W. Ueber die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen // Ber. Deutsch. bot. Ges. 1902. Bd XX. S. 433—440.

К. В. Манойленко

Институт истории естествознания
и техники им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербургский филиал

Получено 20 VIII 1994

УДК 92:58(470)061.62 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 2

БОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИНСТИТУТА ЛЕСА им. В. Н. СУКАЧЕВА СО РАН

(к 50-летию Института)

L. I. MILYUTIN. BOTANICAL INVESTIGATIONS OF THE SUKACHEV INSTITUTE OF FOREST SIBERIAN BRANCH OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES (50-TH ANNIVERSARY OF THE INSTITUTE)

30 августа 1994 г. исполнилось 50 лет со дня основания Института леса АН СССР, преобразованного в 1958 г. в Институт леса и древесины СО АН СССР. В 1967 г. Институту было присвоено имя его основателя и первого директора академика В. Н. Сукачева; в 1992 г. он получил новое наименование — Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Научная деятельность Института в 1944—1966 гг. была детально освещена в статье академика А. Б. Жукова.[1] Там же был приведен список основных публикаций Института за данный период. Это дает нам возможность ограничиться обзором ботанических исследований Института за последующий период (1967—1994 гг.).

Институт проводит комплексные многоплановые исследования в области лесоведения, лесоводства, экологии, почвоведения и других отраслей науки, связанных с изучением лесных экосистем. Важную роль в этом комплексе играют и исследования в области ботаники.

Основные направления ботанических исследований Института в рассматриваемый период были связаны с вопросами типологии и классификации лесов, лесного болотоведения, палеоботаники, дендрохронологии, физиологии и биохимии древесных растений, лесной генетики и селекции, дендрологии, фенологии, лесного ресурсоведения.

В данной статье невозможно показать все результаты исследований, проведенных Институтом по указанным направлениям, поэтому приводятся лишь некоторые наиболее существенные, на наш взгляд, материалы.

В области лесной типологии и районирования лесов обобщены результаты изучения типов леса гор Южной Сибири. Разработаны принципы классификации типов леса и лесорастительного районирования горных территорий, основанные на выделении зонально-провинциальных и высотно-поясных комплексов типов леса (В. Н. Смагин, Д. И. Назимова, И. А. Коротков и др.).

На основе результатов исследований Института, а также банка климатических данных, созданного в Международном институте прикладного системного анализа (Австрия), построена глобальная (мелкомасштабная) модель растительности Земли с учетом связи растительности и климата.

Составлена региональная (сибирская) модель, представляющая собой ординацию зональных и высотно-поясных (в горах) классов лесных экосистем бореальной области и соседних с ней субарктической и суббореальной областей. Климатическая ординация зональных и высотно-поясных подразделений с учетом установленных экологических параметров основных лесообразующих видов древесных растений служит основой для прогноза структуры, составов и продуктивности лесных и нелесных формаций при различных сценариях глобальных изменений климата (Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова, Н. П. Поликарпов).

Разработана схема лесорастительного районирования Восточной Сибири. Выявлены и оценены климатические показатели, разграничивающие по сек-

[1] А. Б. Жуков. Научная деятельность Института леса АН СССР — Института леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР // Бот. журн. 1967. Т 52. № 8. С. 1210—1219.

торам континентальности категории лесного покрова: лесостепь, подтайгу и тайгу, а в пределах последней — северо-, средне- и южнотаежные леса.

Показано, что районирование горных территорий Сибири на основе типов высотной поясности является наиболее перспективным. Оно позволяет выделить и обосновать крупные таксоны классификации лесов (климатические фации и классы высотно-поясных комплексов — ВПК). Эти таксоны использованы при разработке зонально-типологической основы ведения хозяйства в горных кедровых лесах Сибири: выделены классы ВПК — горно-черневой, горно-таежный, подгольцово-таежный и подгольцово-субальпийский (Д. И. Назимова, Н. П. Поликарпов).

Обоснованы принципы регионально-типологического картографирования лесного покрова. Составлены крупномасштабные карты растительности ряда заповедников и национальных парков Сибири (С. М. Горожанкина, В. Д. Константинов, В. И. Власенко).

Составлена схема лесорастительного районирования притундровых лесов Сибири. Установлено, что их южная граница проходит значительно южнее пределов, описываемых в современной литературе. В связи с этим притундровые леса занимают значительно бóльшую площадь по сравнению с имеющимися представлениями (И. А. Коротков, А. П. Абаимов).

На основе принципов генетической типологии лесов Б. П. Колесникова и выявленных связей между видеоизображениями на аэроснимках и космических снимках, рельефом и лесной растительностью разработана классификация лесов Приобья, отвечающая целям и задачам аэрокосмического мониторинга лесов данного региона (В. Н. Седых).

Выявлены закономерности распределения лесов в Монголии и дана их типологическая характеристика, составлены лесорастительное районирование и карта лесов Монголии (И. А. Коротков).

В результате исследований в области лесного болотоведения на примере Западно-Сибирской равнины — одного из самых заболоченных регионов мира — обоснована концепция динамического равновесия во взаимоотношениях леса и болота. Эти взаимоотношения изучены на трех экосистемных уровнях — региональном, биогеоценотическом, палеоландшафтном — и представлены в виде математических моделей. Впервые для подтаежной, южно- и среднетаежной подзон даны классификация земель, образующих экологический ряд лес—болото, ее качественные критерии и площади элементов ряда (Ф. З. Глебов).

Подведены итоги 20-летних стационарных исследований в Западной Сибири, посвященных проблеме лесохозяйственного освоения избыточно увлажненных территорий региона. Дана комплексная оценка процесса формирования пионерных древостоев на осушенных безлесных и слабооблесенных болотах. Установлено, что пионерные лесные сообщества обладают рядом специфических свойств, которые определяют сукцессионную динамику на многие десятилетия вперед и в определенной степени делают ее необратимой (С. П. Ефремов).

Впервые на северном пределе распространения древесной растительности Средней Сибири осуществлена палеоэкологическая реконструкция видовой структуры лесных экосистем. Установлено, что в течение голоцена имела место двукратная циклическая миграция растительных зон ориентировочно на 5—6° севернее при потеплении климата и на 1—2° южнее при похолодании.

Методом послойного палеокарпологического исследования голоценовых торфяных отложений Приенисейской Сибири определено 170 видов растений, обитавших в голоцене. Выявлены новые автохтонные комплексы ископаемых растений по хронологическим периодам голоцена для каждой ландшафтно-географической зоны — от лесотундры до лесостепи. Установлены миграционные виды. На основании сопряженного анализа данных палеокарпологии, палино-

логии и абсолютной геохронологии получены новые материалы по эволюции растительного покрова Приенисейской Сибири, выявлены современные тенденции его развития (В. Л. Кошкарова).

Ученые Института в сотрудничестве с коллегами из США, Швейцарии, Франции, Германии, Южной Кореи выполняют проект «Дендроклиматический мониторинг северных лесов Сибири», цель которого — организация на территории Урала, Сибири и Дальнего Востока системы дендроклиматического мониторинга для реконструкции климата за длительный интервал времени, оценка реакции древесных растений и лесных экосистем на глобальные изменения климата, оценка и прогноз различных антропогенных воздействий на состояние, продуктивность и динамику лесных экосистем. Построены долговременные дендрошкалы Сибири, выявлены пространственно-временная изменчивость прироста хвойных вдоль северной границы леса на территории России и ее сопряженность с аналогичной изменчивостью в Скандинавии и Северной Америке (Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин).

В области физиологии и биохимии древесных растений сотрудниками Института разработаны принципиальные схемы трофической и гормональной регуляции формирования древесины (ксилогенеза) на разных уровнях организации биологических систем (Н. Е. Судачкова, Л. Н. Меняйло); установлены закономерности морфогенеза трахеид и аккумуляции метаболитов и структурных полимеров в годичном слое древесины хвойных (Г. Ф. Антонова, В. В. Стасова); обнаружено существование универсальных и специфичных для отдельных видов древесных растений природных стрессов (низкие температуры, засуха, затопление, корневая гипоксия), которые изменяют метаболизм хвойных и могут быть использованы в качестве биоиндикаторов стрессового состояния растений (Н. Е. Судачкова, Л. И. Романова, И. Л. Милютина); выявлены особенности метаболизма фенольных соединений у хвойных (В. И. Осипов, И. В. Шеин).

Изучены физиологические основы устойчивости хвойных пород к насекомым-ксилофагам и повреждениям от пожаров (Г. И. Гирс, Л. Н. Каверзина); выявлены механизмы холодоустойчивости сосны обыкновенной и особенности ее минерального питания в условиях Сибири (С. Г. Прокушкин); развиты представления о биоэлектрических реакциях древесных растений и их роли в жизнедеятельности дерева (Р. А. Коловский); выявлена связь гормональных веществ с процессами роста у генетически разнородных особей хвойных (А. И. Федорова).

Сотрудники Института совместно с учеными США выполняют международный научный проект, посвященный проблеме баланса углерода в бореальных лесах в связи с глобальными изменениями климата (В. А. Алексеев).

В процессе генетико-селекционных исследований изучен полиморфизм лесообразующих видов хвойных Сибири по морфологическим, кариологическим, биохимическим и другим признакам (А. И. Ирошников, Л. И. Милютин, М. В. Круклис, Е. Н. Муратова, А. В. Сунцов, А. Я. Ларионова); разработаны научные основы мероприятий по сохранению наиболее ценного генофонда этих видов (А. И. Ирошников); разработаны методы размножения ценных генотипов хвойных: прививки, черенкование, культура тканей, стимуляция семеношения (Ф. Д. Авров, В. В. Скрипаченко, Н. А. Ларионова); составлена сводка о хромосомных числах голосеменных растений Мира (Е. Н. Муратова, М. В. Круклис).

Изучены процессы естественной межвидовой гибридизации древесных растений, выявлены особенности структуры гибридных популяций (И. Ю. Коропачинский, Л. И. Милютин, М. А. Шемберг).

Исследованы различные вопросы половой репродукции древесных растений: развитие репродуктивных структур, гормональные процессы, семенная продуктивность и др. (Т. П. Некрасова, Е. Г. Минина, И. Н. Третьякова, А. И. Ирошников, Н. А. Ларионова).

Важнейшим итогом дендрологических исследований явилась фундаментальная сводка о древесных растениях Сибири (И. Ю. Коропачинский); детально изучена систематика берез Сибири и Дальнего Востока (М. А. Шемберг); обобщены итоги интродукции деревьев и кустарников в Средней Сибири (Е. Н. Протопопова, Р. И. Лоскутов, Т. Н. Встовская).

В области фенологии крупными научными достижениями являются составление фенологической характеристики сосновых лесов России, создание атласа — определителя фенологических фаз растений, обобщение материалов о сезонных изменениях лесов России (И. Н. Елагин). Интересные данные получены также в результате обобщения многолетних фенологических наблюдений вблизи Красноярска, в заповеднике «Столбы» (Т. Н. Буторина).

В Институте разработаны основные принципы лесного ресурсоведения как отрасли науки, определяющие стратегию и тактику комплексной оценки лесных растительных ресурсов и пути их рационального освоения. Объектом исследований в области лесного ресурсоведения является вся фитомасса, продуцируемая лесом, которая может найти применение в качестве пищевого, кормового, лекарственного и технического сырья (Л. К. Поздняков).

На основе многолетнего изучения биологии развития, структуры и запасов фитомассы и содержания в ней хозяйственно-полезных веществ, возобновления после разных способов заготовки, а также поиска приемов освоения ряда дикорастущих ягодников, лекарственных и пищевых трав, съедобных грибов получены материалы, позволяющие сформировать банк данных технологических характеристик хозяйственно-ценных лесных растительных ресурсов; разработаны методические и технологические рекомендации по комплексному и рациональному освоению этих ресурсов (Л. К. Поздняков, Д. П. Митрофанов, О. К. Пашенных, В. Ф. Мухина и др.).

Приведенный далеко не полный обзор ботанических исследований Института леса за последние три десятилетия свидетельствует о его существенном вкладе в познание флоры и растительности Сибири.

ПУБЛИКАЦИИ ИНСТИТУТА ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ им. В. Н. СУКАЧЕВА СО АН СССР — ИНСТИТУТА ЛЕСА им. В. Н. СУКАЧЕВА СО РАН

(основные монографии по вопросам ботаники, изданные в 1967—1994 гг.)

1967

Крылов А. Г., Речан С. П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука. 221 с.

Судачкова Н. Е., Расторгуева Е. Я., Коловский Р. А. Физиология подроста кедра. М.: Наука. 123 с.

1968

Нащокин В. Д. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений Средней Сибири. М.: Наука. 176 с.

1969

Глебов Ф. З. Болота и заболоченные леса лесной зоны Енисейского левобережья. М.: Наука. 131 с.

Леса СССР. Т. 4 / Под ред. акад. А. Б. Жукова. М.: Наука. 768 с.

Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск: Ин-т леса и древесины. 155 с.

1970

Леса СССР. Т. 5 / Под ред. акад. А. Б. Жукова. М.: Наука. 384 с.

1972

Буторина Т. Н., Крутовская Е. А. Сезонные режимы природы Средней Сибири. М.: Наука. 156 с.

Ефремов С. П. Естественное залесение осушенных болот лесной зоны Западной Сибири. М.: Наука. 156 с.

1973

Поздняков Л. К. Лесное ресурсоведение. Новосибирск: Наука. 120 с.

1975

Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западной Сибири. Опыт эколого-фитоценотической классификации. Л.: Наука. 108 с.

Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука. 312 с.

1976

Габеев В. Н. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск: Наука. 171 с.

Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука. 230 с.

Савина Л. Н. Новейшая история лесов Западного Саяна. Новосибирск: Наука. 160 с.

1977

Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука. 210 с.

Митрофанов Д. П. Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск: Наука. 120 с.

Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука. 229 с.

1978

Богданова Г. А., Муратов Ю. М. Брусника в лесах Сибири. Новосибирск: Наука. 115 с.

Горожанкина С. М., Константинов В. Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 198 с.

Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). (Савин Е. Н., Коротков И. А. и др.). М.: Наука. 122 с.

Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск: Наука. 149 с.

Петренко И. А. Макро- и микромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука. 133 с.

Поздняков Л. К., Мухина В. Ф., Вершняк В. М. Толокнянка в лесах Якутии и Средней Сибири. Новосибирск: Наука. 69 с.

1979

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А. и др. Семена кедра сибирского. Новосибирск: Наука. 129 с.

Елагин И. Н., Лобанов А. И. Атлас — определитель фенологических фаз растений. М.: Наука. 95 с.

Минина Е. Г., Ларионова Н. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука. 215 с.

Осипов В. И. Гидроароматические кислоты в жизнедеятельности хвойных. Новосибирск: Наука. 111 с.

Панарин И. И. Леса Прибайкалья (типы леса, микроклимат, характеристика лесообразующих пород). М.: Наука. 263 с.

1980

Коловский Р. А. Биоэлектрические потенциалы древесных растений. Новосибирск: Наука. 176 с.

Панарин И. И., Митрофанов Д. П., Исаева Л. Н. Горные леса зоны БАМ. Новосибирск: Наука. 223 с.

Типы лесов гор Южной Сибири. (Смагин В. Н., Ильинская С. А., Назимова Д. И. и др.). Новосибирск: Наука. 336 с.

Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука. 182 с.

1982

Гирс Г. И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука. 256 с.

Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука. 200 с.

Федорова А. И. Фитогормоны и рост дерева. Новосибирск: Наука. 249 с.

1983

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука. 384 с.

Леса Монгольской Народной Республики (лиственничные леса центрального Хангая). (Савин Е. Н., Коротков И. А. и др.). Новосибирск: Наука. 149 с.

1984

Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. 121 с.

1985

Встовская Т. Н. Древесные растения — интродуценты Сибири. Новосибирск: Наука. 279 с.

Кедровые леса Сибири. (Семечкин И. В., Поликарпов Н. П., Ирошников А. И. и др.). Новосибирск: Наука. 257 с.

Лоскутов Р. И., Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Декоративные древесные растения для озеленения населенных пунктов юга Красноярского края. Красноярск: Ин-т леса и древесины. 100 с.

1986

Аткин А. С., Аткина Л. С. Структура и продуктивность лесных лугов. Новосибирск: Наука. 128 с.

Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные. Л.: Наука. 192 с.

Кошкарова В. Л. Семенные флоры торфяников. Новосибирск: Наука. 121 с.

Поздняков Л. К. Мерзлотное лесоведение. Новосибирск: Наука. 192 с.

Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. 226 с.

Савина Л. Н. Таежные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск: Наука. 190 с.

1987

Ермоленко П. М. Сосновые леса Восточного Саяна. Красноярск: Ин-т леса и древесины. 148 с.

Ефремов С. П. Пионерные древостои осушенных болот. Новосибирск: Наука. 249 с.

Меняйло Л. Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука. 185 с.

Черепнин В. Л. Пищевые растения Сибири. Новосибирск: Наука. 188 с.

1988

Глебов Ф. З. Взаимоотношения леса и болота в таежной зоне. Новосибирск: Наука. 184 с.

Леса Монгольской Народной Республики. Лиственничные леса Восточного Хэнтэя. (Савин Е. Н., Милютин Л. И. и др.). М.: Наука. 177 с.

Муратова Е. Н., Круклис М. В. Хромосомные числа голосеменных растений. Новосибирск: Наука. 117 с.

Прокушкин С. Г., Каверзина Л. Н. Корневые экзаметаболиты и сапролины сосны обыкновенной. Красноярск: Ин-т леса и древесины. 130 с.

Сосна обыкновенная в Южной Сибири. (Ларионова А. Я., Ларионова Н. А., Милютина И. Л., Минина Е. Г. и др.). Красноярск: Ин-т леса и древесины. 150 с.

1989

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск: Наука. 167 с.

1990

Габеев В. Н. Экология и продуктивность сосновых лесов. Новосибирск: Наука. 226 с.

Данченко А. М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск: Наука. 204 с.

Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука. 157 с.

Физиология сосны обыкновенной. (Судачкова Н. Е., Гирс Г. И., Прокушкин С. Г. и др.). Новосибирск: Наука. 248 с.

1991

Лоскутов Р. И. Интродукция декоративных древесных растений в южной части Средней Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины. 189 с.

1993

Лоскутов Р. И. Декоративные древесные растения для озеленения городов и поселков. Красноярск: Изд-во КГУ. 184 с.

1994

Елагин И. Н. Времена года в лесах России. Новосибирск: Наука. 272 с.

Л. И. Милютин

Институт леса им. В. Н. Сукачева
СО РАН
Красноярск

Получено 19 VIII 1994

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

А. Л. Ковалевский. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука, 1991. 290 с.

G. V. PORUTSKY. *A. L. KOVALEVSKY.* PLANT BIOGEOCHEMISTRY. 1991

В рецензируемой монографии две части — общая и специальная. Предисловие посвящено зарождению и становлению биогеохимии растений как самостоятельной науки. Длительное время ее связь с ботаникой, экологией, селекцией, генетикой, химической биоценологией была недостаточной. Автор обращает внимание на необходимость таких контактов и приводит в своей книге сведения о флоре рудных месторождений Западной и Восточной Сибири.

В первой части книги «Основные факторы формирования химического (элементного) состава растений» автор рассматривает около 100 физиологических и экологических факторов, влияющих на поглощение химических элементов растениями, и физиолого-биохимические механизмы, ограничивающие поступление избыточных количеств химических элементов и уменьшающие их содержание в тканях при максимальных концентрациях в питательной среде. Автором приведены уникальные данные о содержании 52 химических элементов в растениях более 500 видов.

Наличие у растений пределов накопления урана и отсутствие пределов накопления его генетического спутника — радия послужили основой для исследования системы барьерного (неконцентрирующего) и безбарьерного (концентрирующего) накопления химических элементов различными видами, а также органами и тканями растений.

У большинства видов растений наблюдалась дифференциация различных органов и тканей по типам накопления химических элементов. Корни имеют безбарьерный тип накопления, а надземные органы — барьерный; узлы стеблей злаков (овса, ячменя) — безбарьерный, а междоузлия — барьерный. Безбарьерным типом накопления характеризуются также мохообразные лишайники.

Топография распределения барьерных и безбарьерных органов и тканей занимает много места в монографии. Например, у рододендрона даурского безбарьерными к высоким концентрациям молибдена в почвах, превышающим их кларковое содержание в 2000 раз, являются лишь древесина стебля, а также побеги, у которых предельное содержание молибдена в 100 раз выше местного фона. Бóльшая часть рудных элементов (меди, серебра, золота, цинка, кадмия, титана, тория, урана, мышьяка, олова, висмута, ванадия, железа, кобальта) накапливается корнями древесных и травянистых растений по безбарьерному типу.

Много внимания автор уделяет описанию механизмов барьерного и безбарьерного накопления химических элементов: адсорбционным процессам в клеточных мембранах всасывающих корней, процессам самоочистки тканей от избытка химических элементов, образованию биолитов — неактивных форм элементов и др.

Следует сказать, что точка зрения А. Л. Ковалевского на механизмы накопления элементов разделяется не всеми. Так, например, A. Fleek (1987) полагает, что одни и те же растения и их органы могут обладать концентрирующим и неконцентрирующим типами накопления химических элементов в зависимости от секреторной функции растений. Концентрирующий (безбарьерный) тип накопления связан с секрецией летучих углеводородов и других секретов, а неконцентрирующий (барьерный) — с их экскрецией. В. И. Вернадский (1944) называл летучие углеводороды «газовыми минералами», количество которых исчисляется тысячами видов. На тесную связь секреции летучих углеводородов с накоплением химических элементов указывали Г. В. Поруцкий и В. П. Головченко (1961), П. А. Власюк и Г. В. Поруцкий (1964). К сожалению, эти работы автором не рассмотрены.

Имеющиеся сведения о химической биоценологии позволяют связать избирательное накопление химических элементов с систематическим положением растений. Так, например, лютиковые избирательно накапливают литий (Ездакова, 1969), розоцветные — кобальт и ванадий, пасленовые — хром и никель (Власюк, Поруцкий, 1964), осоковые — элементы 3-й группы: олово, свинец, титан, бор, алюминий (Fleek, 1987).

Во многих случаях автор оценивает химический состав не по абсолютному, а по относительному содержанию химических элементов в видах растений (ОСВР). Этот показатель не всегда отражает разнообразие элементного состава таксонов. Видовые различия выступают более рельефно, если абсолютное содержание элементов дается в мкг/г или в процентах (с. 115, табл. 17). Вместе с тем автору удалось показать стабильность ОСВР цинка, свинца, молибдена для таксонов, произрастающих на Украине, Урале, в низовьях Оби, горном и рудном Алтае, Забайкалье, Южной Якутии и др. Изменений ОСВР безбарьерных элементов в зависимости от их концентрации в почвах не наблюдалось. «Установленная стабильность, — подчеркивает автор, — подтверждает идею В. И. Вернадского и А. П. Виноградова о том, что элементный состав живых организмов можно рассматривать как один из их видовых признаков» (с. 117). Вместе с тем автор не использовал теорию органогенного парагенезиса В. И. Вернадского для изучения видовых признаков растений. Изучение накопления и действия химических элементов в парагенных ассоциациях, как показал Fleek (1987), может изменить наши представления о барьерности химических элементов.

К видовым признакам растений следует отнести глубину залегания корневых систем, горизонты питания растений и коэффициенты активности корней (относительное количество химического элемента, поступающего в растение с разных глубин). Так, например, в корневую систему люцерны основное количество радия поступает из нижней корнеобитаемой зоны, а горизонт питания растений располагается на глубине 3.2 м (рис. 30, *в*); коэффициент активности нижних частей корневой системы люцерны, определенный с помощью ^{32}P, был в 30—600 раз выше, чем верхних, где расположена основная масса корней (с. 76, табл. 9).

Во второй части «Практические приложения биогеохимии растений при поисках рудных месторождений» автор изложил свои взгляды и сделал выводы о перспективах развития биогеохимии растений как важнейшей и многоплановой науки не только теоретического, но и практического значения. Рассмотренные закономерности накопления химических элементов растениями имеют большое значение при разработке биогеохимических методов поиска месторождений полезных ископаемых. Биогеохимические методы поиска основаны на выявлении биогенных ореолов рассеяния элементов-индикаторов в растениях и их остатках. Рудные биогеохимические ореолы образуются только в безбарьерных видах и частях растений, концентрирующих рудные элементы и их спутники пропорционально их содержанию в корнеобитаемом слое руд.

«Основным фактором, определяющим КБХ (количественные барьерные характеристики) биообъектов, — отмечает автор, — является не вид растения, а тип изучаемой анатомической ткани» (с. 132). С таким выводом автора нельзя согласиться. По данным Fleek (1987), различные виды березы значительно различались по накоплению в покровных тканях элементов 2-й группы — хрома, молибдена, вольфрама. То же касалось и различных видов лиственницы. Различные виды полыни, которые используются для характеристики биогеохимических ореолов полиметаллических месторождений (с. 155), также неодинаково накапливают в тканях элементы 4-й группы — олово, свинец, титан, цирконий (Jang, 1967).

«Интенсивность накопления химических элементов растениями наибольшая для доступных растениям газообразных форм, значительно меньшая для растворенных в водах жидкой фазы и наименьшая для форм химических элементов, находящихся в твердой фазе» (с. 131). Это заключение автора требует уточнений. Оценивая барьерность различных видов растений в разделе «Эколого-биологическое картирование» и в других разделах, автор исследует следующие объекты биосферы: почвы, горные породы, подземные воды, атмосферные осадки, подземные газы, надземную атмосферу. Он не учитывает только один из основных объектов биосферы — микроорганизмы. Изменения концентрации химических элементов в растениях и почве, как писал В. И. Вернадский (1984), связаны с деятельностью почвенной биоты, и прежде всего с микробиологическими процессами. Участие бактерий в поддержании состава гидросферы и атмосферы продолжается и в настоящее время (Krumbein, 1983). Поэтому в основных моделях липто-, гидро- и атмобиогеохимических поисков должна учитываться деятельность бактерий (с. 180). Но в книге речь идет о барьерности растений. Именно бактерии определяют доступность для растений химических элементов в газообразной, твердой и жидкой фазах.

Отсутствие раздела о микроорганизмах рудных месторождений, и особенно о микроорганизмах ризосферы барьерных растений, обедняет рецензируемую монографию.

Книга ценна весьма полным охватом литературы (около 400 литературных источников).

Биогеохимия растений, у истоков которой стоял В. И. Вернадский, связана с решением таких важных вопросов, как поиски месторождений полезных ископаемых, эколого-биогеохимическое картирование; она используется в сельском хозяйстве, медицине, мониторинге, охране внешней среды. В настоящее время потребность в справочной литературе по биогеохимии растений очень велика. Бурное развитие современной науки предопределяет быстрое старение сведений, особенно относящихся к биогеохимии растений, поэтому переиздание книги, вероятно, дело не столь отдаленного будущего.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вернадский В. И. О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры // Почвоведение. 1944. № 4-5. С. 137—142.

Вернадский В. И. Об участии живого вещества в создании почв // В. И. Вернадский. Жизнь и деятельность на Украине. Киев, 1984. С. 130—150.

Власюк П. А., Поруцкий Г. В. Об избирательном накоплении металлов и фитонцидов в растениях // Фитонциды в народном хозяйстве. Киев, 1964. С. 63—67.

Ездакова Л. А. К биогеохимии лития // Биогеохимия растений. Улан-Удэ, 1969. С. 50—66.

Поруцкий Г. А., Головченко В. П. Використання спектрального аналізу для визначення мікроелементів в окремих органах рослин // Вісн. с.-гос. науки. 1961. Т. 13. С. 1—3.

Fleek A. Advances in phytochemistry. N. Y., 1987.

Jang C. Antibiotic from *Artemisia* // Ind. J. Med. Res. 1967. Vol. 83. P. 76—94.
Microbiological geochemistry / Ed. by W. E. Krumbein. Oxford, 1983.

Г. В. Поруцкий

Институт нефтехимии
Украина, Киев

Получено 20 I 1993

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 2

Ecosystems of the world. Vol. 8A. Natural grasslands. Introduction and Western hemisphere / Ed. by R. T. Coupland. Amsterdam—London—N. Y.—Tokyo, 1992. 469 p. (Экосистемы мира. Т. 8А. Естественные злаковники. Введение и Западное полушарие / Под ред. Р. Т. Купленда. 1992)

B. M. MIRKIN, S. V. KUKARINA. (*A REVIEW*). ECOSYSTEMS OF THE WORLD. VOL. 8A. NATURAL GRASSLAND. INTRODUCTION AND WESTERN HEMISPHERE / ED. BY R. T. COUPLAND. 1992

Рецензируемая книга является частью крупного международного издания под общей редакцией D. W. Goodall (Австралия), включающего в себя 30 томов (некоторые из них разбиты на 2 тома).

Этот том представляет особый интерес, так как его значительная часть посвящена концептуальным аспектам исследования структуры и функции экосистем злаковников в широком контексте разнообразия сообществ и условий среды этого биома. Кроме того, в этом томе рассмотрены различные варианты злаковников Северной и Южной Америки.

Во вводной статье «Подходы и обобщения» редактор тома R. T. Coupland (Канада) подчеркивает, что в нем рассматриваются преимущественно зональные травяные сообщества, расположенные между биомами пустынь и лесов, для которых характерно доминирование многолетних граминоидов — злаков и осок. Прочие виды (разнотравье, однолетники, полукустарники и кустарники, мхи и лишайники) играют подчиненную роль, хотя по разным причинам на небольших участках могут быть обильными. Традиционно злаковники делятся на низкотравные (short grass), средние (middle grass), высокие (tall grass) и гигантские (high giant grass), однако эти категории весьма условны, так как высокие злаковники одного района могут считаться средними в другом. Рассматриваются также имеющие широкое хождение термины — степь, вельд, прерия, кампа, пампас, а также термины — естественное пастбище (rengeland) и искусственное пастбище (pasture); категории продуктивности. Приводятся весьма интересные данные о количестве солнечной энергии, которая фиксируется злаковниками и посевами, в пересчете на одного жителя Земли. Средняя чистая продукция естественных злаковников в 2 раза выше посевов в тех же природных условиях (соответственно 52 и 23 кДж). Основным фактором, приводящим к разрушению злаковников, является перевыпас.

Глава «Климат злаковников» (E. A. Ripley, Канада) содержит обзор различных классификаций климатов и обобщающую таблицу климатических данных, а также карту распределения злаковников. По Вальтеру—Литу (Walter—Lieth), злаковники распространены в условиях 9 типов климата со среднегодовым количеством осадков от 190 до 1700 мм и радиационным индексом аридности от 0.7 до 7.2 (отношение чистой годовой радиации к энергии, необходимой для испарения всего количества воды, выпавшей с осадками). Приводятся карты различных климатических показателей и климадиаграммы, по Вальтеру. Автор подчеркивает, что с помощью «валовых» климатических показателей часто невозможно объяснить изменения характера

злаковников, так как важную роль играют режим поступления осадков и его взаимодействие с температурным режимом, а также скорость ветра, влажность воздуха. На влияние климатических показателей накладываются особенности почв, топографии, режима использования и т. д.

Глава «Почвы злаковников» (D. F. Action, Канада) содержит достаточно традиционные для анализа почв сведения о роли факторов почвообразования — материнских пород, рельефа, климата, времени развития, растений и животных, микроорганизмов. Рассматриваются также процессы почвообразования и основные типы почв, с которыми связаны злаковники, — феоземы (от латинского phaios — темный), черноземы, каштаноземы, сероземы, солонцовые почвы, ареносоли (от латинского arena — песок), вертисоли (от латинского verto — оборот), феррасоли, ликсисоли (от латинского lix — щелок), акрисоли (от латинского acris — очень кислый).

Глава «Водный режим» (E. A. Ripley) содержит интересные сравнительные данные по основным параметрам водного режима злаковников и других биомов. Так, хотя величина эвапотранспирации злаковников в 2 раза ниже среднемировой (соответственно 530 и 1040 мм), первичная продукция злаковников, напротив, в 2 раза с лишним выше (соответственно 800 и 300 г/м^2). Приводятся данные о различиях водного режима разных злаковников (от субтропических пустынных и до субантарктических островных). Однако, как подчеркивает автор, у всех злаковников есть общность водного режима, который занимает промежуточное положение между пустынным и лесным (для злаковников обязательны наличие сухого периода (в разные сезоны), продолжающегося в среднем около 4 мес с колебаниями от года к году, и соотношение актуальной и потенциальной эвапотранспирации в пределах от 1/2 до 2/3).

В главе «Первичная продуктивность» (R. E. Redman, Канада) содержится обзор методов изучения первичной продуктивности надземной и подземной частей экосистемы, включая и спектральные методы оценки без разрушения травостоя. Особый интерес представляют данные по оценке кругооборота органического вещества в подземной части экосистем злаковников. Получить эти данные трудно из-за разной длительности жизни корней разных видов. Так, длительность жизни корней у *Lolium perenne* — 365 дней, у *Festuca arundinacea* — 692, у *Dactylis glomerata* — 842, а у *Nardus strictum* — 931 день. В итоге годовой кругооборот органического вещества в подземной части злаковников во многих типах экосистем ниже 17%. Кратко рассматриваются и математические модели, которые использовались для описания процесса накопления биологической продукции.

В главе «Микроорганизмы» (B. Ulehlová, Чехословакия) содержится характеристика роли микробного населения экосистем (включая симбиотические микроорганизмы филлосферы, редуценты и паразиты животных, населяющих экосистемы злаковников). Особое внимание уделено анализу данных литературы по численности и биомассе различных фракций микробного населения (грибов, бактерий). К сожалению, все приводимые данные фрагментарны, и оценить количественные параметры различных групп микроорганизмов в разных злаковниках на основании этой главы нельзя.

Глава «Разрушение как процесс в естественных злаковниках» (J. F. Dormaar, Канада) по своему содержанию примыкает к главам о продуктивности и микроорганизмах, хотя в центре внимания автора находятся не состав биоты редуцентов, а интегральные показатели процесса разрушения и факторы, его определяющие (характер разрушаемого субстрата, поток энергии, роль гидротермического режима, абиотические процессы). Интересный аспект — аллелопатическое влияние прижизненных выделений корней на разрушение мертвых корней. В целом автор считает, что процесс разрушения корней в почве изучен еще недостаточно и нуждается в дополнительных исследованиях с

привлечением зоологов, так как роль почвенной фауны при разрушении растительной массы достаточно существенна.

Глава «Циклы питательных элементов» (F. E. Clark, R. G. Woodmansee, США) посвящена оценке степени замкнутости циклов в разных экосистемах и важности учета оттока питательных элементов из экосистем при выщелачивании, смыве дождевыми водами, почвенной эрозии, потерях аммиака и при денитрификации. Рассматривается также роль крупных животных, мелких позвоночных, беспозвоночных и микроорганизмов в процессах обмена веществом и энергией в экосистемах. Все организмы и абиотические факторы, которые участвуют в обмене, могут образовывать бесчисленное множество сочетаний, трудных для количественного описания.

Остальная часть книги включает в себя обзоры основных вариантов злаковников Южной и Северной Америки, причем наибольший интерес представляют две небольшие обобщающие главы, написанные редактором тома R. T. Coupland: «Обзор злаковников Северной Америки» и «Обзор злаковников Южной Америки», в которых рассмотрена история изучения злаковников, приведены схемы распространения основных типов экосистем и перечислены самые важные доминанты из числа растений и животных. Особое внимание автор уделил анализу спектра представителей злаковых на уровне триб. Для обоих континентов ведущей трибой злаковых является *Paniceae*, за которой следуют виды триб *Agrosteae* и *Festuceae*.

Главы, посвященные отдельным типам злаковников, написаны по достаточно жесткой схеме и включают в себя в качестве обязательных разделов характеристики климата, геологии, почв, растительности, фауны, микроорганизмов, продуктивности, влияния режима использования. По этой причине ограничимся лишь перечислением названий глав и их авторов. Для Северной Америки: «Смешанные прерии» (R. T. Coupland), «Низкотравные степи» (W. K. Lauenroth, D. G. Milchunas, США), «Высокотравные прерии» (C. L. Kucera, США), «Прибрежные прерии» (F. E. Smiens, D. D. Diamond, C. W. Hanselka, США), «Овсяницевые прерии» (R. T. Coupland), «Прерии Палоузы» — в окрестностях устья р. Палоузы (R. Daubenmire, США), «Калифорнийские прерии» (H. F. Heady, J. W. Bartolome, M. D. Pitt и др., США), «Пустынные злаковники» (E. M. Schmutz, E. L. Smith, P. R. Ogden и др., США). Прериям Южной Америки посвящена всего одна статья — «Злаковники Рио де Плата» (A. Soriano with sections by R. J. León, O. E. Sala и др., Аргентина).

От подобного рода монографий не принято ждать особой теоретической новизны, так как их главная задача — обобщение фактического материала. Безусловно, этим требованиям рецензируемый том полностью соответствует. Он незаменим для вузовских педагогов, читающих курс ботанической географии, и будет полезным введением в природную ситуацию и биоту разных типов злаковников для тех, кому предстоит их более детально изучить.

Б. М. Миркин, С. В. Кукарина

Башкирский университет
Институт биологии УНЦ РАН
Уфа

Получено 1 XI 1993

CONTENTS

(Botanical Journal. 1995. Vol. 80. N 2)

Page

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 2. 1—128.*

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 2)